
UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 01419165 4





ORGANOGRAPHIE DER PFLANZEN

INSBESONDERE DER

ARCHEGONIATEN UND SAMENPFLANZEN

VON

DR. K. GOEBEL

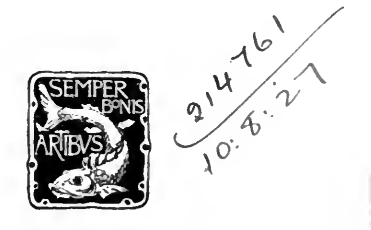
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

ZWEITE, UMGEARBEITETE AUFLAGE

DRITTER TEIL

SPEZIELLE ORGANOGRAPHIE DER SAMENPFLANZEN

MIT 431 ABBILDUNGEN IM TEXT



214761
10.8.27

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923



Alle Rechte vorbehalten.

QK
641
G64
1913
t. 3

Germany

Vorwort.

Erst zehn Jahre nach dem Erscheinen des ersten Teiles der zweiten Auflage dieses Buches war es möglich, den dritten zum Abschluß zu bringen (er erschien in drei Heften, das erste S. 1209—1492 im Januar 1922, das zweite S. 1493—1692 im Februar 1923, das dritte S. 1693—1789 im Juli 1923). Wie in der ersten Auflage wurden auch in dieser einzelne Abschnitte (z. B. der über Infloreseenzen) aus räumlichen Gründen ganz weggelassen.

In allen drei Bänden sind vielfach die Ergebnisse eigener Untersuchungen mitgeteilt; bei denen für den dritten Band hatte sich der Verfasser der Unterstützung durch die Herren Dr. Hirmer und Dr. Süssenguth zu erfreuen.

Der Ergänzungsband („Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen") wird demnächst in neuer Bearbeitung erscheinen.

München, den 10. März 1923.

K. Goebel.



Inhaltsübersicht des 3. Teiles (Samenpflanzen).

Seite

Dritter Abschnitt: Der Sprofs . . . . 1318—1488

Erstes Kapitel. Blattbildung . . . . . 1319—1443

Zweites Kapitel. Verzweigung und Arbeitsteilung der Sprosse . . . . . 1444—1488

Nachträge . . . . . 1489—1492



Samenpflanzen.

Vorbemerkung. Die Bezeichnung „Samenpflanzen" oder Spermaphyten wurde statt der früher üblichen „Phanerogamen" (die gänzlich sinnlos geworden ist) vom Verf. 1882 verwendet [1]. Sie stammt aber nicht von ihm, sondern von BISCHOFF [2]. Es ist also nicht zutreffend, wenn R. v. WETTSTEIN [3] meint, dem Namen „Anthophyta" von A. BRAUN gebühre die Priorität — ganz abgesehen davon, daß die unglückselige Prioritätsregel sich doch nur auf Pflanzennamen nicht aber auf Begriffe beziehen kann. Bei diesen kommt es darauf an, ob sie brauchbar sind oder nicht — bei gleich brauchbaren wird man den älteren vorziehen. Der Name Anthophyta stammt erst aus dem Jahre 1864 und gibt nichts für die Samenpflanzen bezeichnendes wieder — er besagt kaum etwas anderes als etwa „Phanerogamae". Denn Blüten treffen wir, wie wir sahen, auch bei den Pteridophyten schon an — nicht aber Samenbildung. Wer statt Spermaphyten lieber Spermatophyten oder Spermophyten sagen will, mag das tun. Ich wollte den BISCHOFF'schen Namen, wie ich ihn vorfand, nicht ändern. Daß die Samenbildung das Wesentliche für diese Gruppe ist, zeigt schon die Bezeichnung: Gymnospermen und Angiospermen, deren logische Folge der Gesamtname „Samenpflanzen" ist. Ob diese Gruppe eine phylogenetisch einheitliche ist oder nicht, kommt dabei nicht in Betracht, denn das wissen wir bei keiner größeren Abteilung des Pflanzenreichs, auch nicht z. B. den Gymnospermen. Mag also auch die Samenbildung ähnlich wie die Heterosporie mehrmals aufgetreten sein, jedenfalls liegt ein Bedürfnis vor, die alte LINNÉ'sche Bezeichnung „Phanerogamen" durch eine passendere zu ersetzen.

Die Organbildung der Samenpflanzen in ihren Grundzügen allgemein zu besprechen ist nicht erforderlich, da das im allgemeinen Teil geschehen ist.

Auch auf eine geschichtliche Darlegung, wie sie für die Bryophyten und Pteridophyten in groben Umrissen gegeben wurde, muß verzichtet werden — schon aus räumlichen Gründen. Denn unsere gesamten morphologischen Anschauungen haben sich ursprünglich aus der Untersuchung der Samenpflanzen entwickelt und diese sind ihrerseits mit der Geschichte der übrigen Teile der Botanik auf das engste verknüpft. Eine Geschichte der Organographie der Samenpflanzen würde also beinahe mit einer Geschichte der Botanik zusammenfallen. Diese liegt außerhalb unserer Aufgabe. Es muß also auf die Darstellung in SACHS' Geschichte der Botanik — die leider nur allzu knapp ist und nur bis 1860 geht — verwiesen werden. Eine Fortsetzung bis 1900 hat J. R. GREEN gegeben [4].

---

[1] GOEBEL, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie, 1882, p. 334.

[2] BISCHOFF, Nova acta Acad. Leop. Caroli. Vol. XIV, 1828, pars II, p. 797.

[3] R. v. WETTSTEIN, Handb. der system. Botanik, 2. Aufl., p. 356, Anm. 1.

[4] J. R. GREEN, A history of botany. 1860—1900.

Erster Abschnitt.

Samen und Embryo.

§ 1. Definition.

Ein Samen besteht normal aus einem Embryo, d. h. einer in ihrer Entwicklung mehr oder weniger weit fortgeschrittenen, in einem zeitweiligen Ruhezustand befindlichen jungen Pflanze, und der als Hülle dienenden Samenschale. Außerdem schließt diese vielfach auch ein außerhalb des Embryos befindliches Gewebe ein, welches Reservestoffe für die Keimung enthält (Endosperm oder Perisperm, oder beides). Diese Definition vermeidet absichtlich zu sagen, daß der Embryo aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangen sei, obwohl das letztere die Regel ist. Denn es gibt, wie in der Besprechung der Samenentwicklung zu erwähnen sein wird, auch Embryonen, die einen anderen Ursprung haben. Sie deshalb etwa nicht als Embryonen zu bezeichnen, wäre offenbar widersinnig, da sie sonst alle Eigenschaften anderer Embryonen besitzen. (Nucellarembryonen, Antipodenembryonen u. a.)

Der Embryo ist selbstverständlich der wesentliche Teil des Samens. Die Samenschale kann auch fehlen — von vornherein bei den aus „nackten" (integumentlosen) Samenanlagen hervorgegangene Samen, wie sie sich nicht nur bei einigen Parasiten sondern z. B. auch bei den autotrophen Crinum-Arten [1]) finden. Nachträglich verschwindet sie bei den Pflanzen, bei welchen (wie z. B. bei den meisten Gräsern) die Integumente, aus denen sonst die Samenschale hervorgeht, während der Samenentwicklung bis auf unbedeutende Reste zugrunde gehen.

Nicht alle Samenpflanzen haben Samen in dem soeben angeführten Sinne. Denn bei den sog. „lebendig gebärenden" Pflanzen, die sich vereinzelt in mehreren Abteilungen des Pflanzenreiches finden, unterbleibt beim Embryo die Ruheperiode [2]). Er wird also auch nicht in einen Samen eingeschlossen. Dieses Verhalten ist aber so deutlich als ein von der gewöhnlichen Samenbildung abgeleitetes zu erkennen, daß es eben nur als eine zwar sehr interessante, aber im ganzen doch recht geringfügige Ausnahme erscheint — eine Ausnahme die zudem nicht scharf sich von dem gewöhnlichen Verhalten trennen läßt. Übrigens ist der „Ruhezustand" der Embryos in den übrigen Samen auch keineswegs überall derselbe. Für gewöhnlich nimmt er sein Wachstum erst bei der Keimung wieder auf. Wir werden aber sehen, daß bei manchen Pflanzen der Embryo in dem äußerlich fertig aussehenden, von der Pflanze schon getrennten Samen sich noch weiter entwickelt („nachreift").

Welche Ursachen den Embryo in den gewöhnlichen Samen sozusagen in den Schlaf versenken, ist nicht genügend bekannt — wahrscheinlich sind sie auch nicht überall dieselben. Bei vielen Samen wird wohl die während der Samenreife stattfindende Verminderung des Wassergehaltes vorzugsweise in Betracht kommen. Manche Samen, z. B. die von Salix, sind ja auch sofort nach der Reife durch Wasserzufuhr zum Keimen zu bringen. Bei anderen

---

[1]) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I (1889, p. 128).

[2]) Künstlich kann man durch Trockenhalten den Embryonen von Bruguiera und Rhizophora eine Ruheperiode aufnötigen, aber — soweit bis jetzt bekannt — nur zu einer Zeit, in der die am Baume erfolgende Entwicklung fertig ist. Sie sind dann außerhalb der Samenanlage. Ob künstlich Samenbildung veranlaßt werden könnte, ist nicht versucht worden.

dürften chemische Einwirkungen vorliegen — darauf deutet schon hin, daß manche Samen in ihrer Keimung durch Licht, Frostwirkung usw. beeinflußt werden, ohne daß es sich in diesen Fällen etwa wahrscheinlich machen ließe, daß auch diese Einwirkungen auf eine Beeinflussung der Wasseraufnahme hinauslaufen [1]. Indes muß auf eine Erörterung dieser Frage hier verzichtet werden. Ebensowenig kann auf die biologische Bedeutung der Samenbildung eingegangen werden. Es ist ja allgemein bekannt, daß in den Samen die im Boden festgewurzelten Pflanzen sozusagen beweglich (freilich nur passiv beweglich) und dadurch verbreitungsfähig werden. — Für uns kommt vor allem in Betracht die Gestaltung des Embryos, der sich sein Verhalten bei der Keimung unmittelbar anschließt. Die Gestaltungsverhältnisse der Samenschale und ihre Anhangsorgane (Arillus, Caruncula usw.) werden, soweit sie für die Organographie wichtig sind, bei Besprechung der Samenentwicklung erwähnt werden. — Der anatomische Bau fällt, ebenso wie der der Speichergewebe im Samen außerhalb der Aufgaben dieses Buches.

§ 2. Beschaffenheit des Embryos.

Die Mehrzahl der Samen besitzt wohl einen Embryo, an welchem der Sproßteil nur durch das Hypokotyl mit dem Kotyledon oder den Kotyledonen gebildet wird — ein Sproßvegetationspunkt ist bei vielen nicht gesondert wahrnehmbar. Bei anderen ist aber sogar eine Knospe (die „plumula“ der alten Botaniker) vorhanden. Die Wurzel, die später bei Gymnospermen und Dikotylen zur Hauptwurzel wird, schließt sich dem Hypokotyl als dessen Fortsetzung an; selten entsteht schon sie endogen, so z. B. bei den Gräsern — ein Verhalten, das wir zweifellos als ein abgeleitetes betrachten dürfen.

Die Orientierung der Embryos ist ausnahmslos die, daß die Wurzel der Mikropyle der Samenanlage zugekehrt ist. Da die Mikropyle auch nach Ausbildung der Samenschale eine größere Durchlässigkeit für Wasser, als sie an anderen Stellen vorhanden ist, zu besitzen pflegt, und da die Wurzel der Teil des Embryos ist, welcher bei der Keimung gewöhnlich zuerst aus der Samenschale hervortritt, so ist eine Beziehung dieser Lage zur Keimung ohne weiteres klar.

Die Embryonen, welche schon im Samen weiter entwickelte Stammknospen besitzen, sind bei der Keimung natürlich zu rascherer Entfaltung befähigt, als die, welche erst im Verlauf der Keimung ihren Sproßvegetationspunkt und dessen Anhangsorgane (Blätter usw.) ausgestalten müssen. Als Beispiele seien für erstere von Monokotylen die Gräser, von Dikotylen Ceratophyllum genannt.

Von dem gewöhnlichen Verhalten weichen ab einerseits die Samen mit unvollständigen Embryonen, andererseits die „lebendig gebärenden“ Pflanzen.

§ 3. Samen mit unvollständigen Embryonen.

Bei einer Anzahl von Pflanzen ist der Embryo zur Zeit der Ablösung der Samen von der Mutterpflanze ein ungegliederter Zellkörper, der als Hemmungsbildung zu betrachten und dementsprechend klein ist.

---

[1]) Das könnte man z. B. für die Samen annehmen, die nach Frostwirkung rascher keimen als ohne solche. Es wäre möglich, daß durch jene die Samenschale so verändert wird, daß sie der Wasseraufnahme weniger Widerstand entgegensetzt als vorher. Es kann sich aber auch um eine chemische Beeinflussung des Embryos handeln.

Bei diesen unvollständigen Embryonen sind zwei Gruppen zu unterscheiden: bei der einen bleibt die unvollständige Ausbildung des Embryos erhalten während der ganzen Ruhezeit des Samens, also bis zur Keimung. Hierher gehören manche Saprophyten und Parasiten, aber auch einige andere Pflanzen.

Bei der anderen Gruppe dagegen dauert die Hemmung in der Embryonalentwicklung kurze Zeit. Der Embryo entwickelt sich im abgefallenen Samen weiter, es tritt, ähnlich wie bei künstlich von der Mutterpflanze abgelösten Samen, eine „Nachreife“ ein. Es möge die letztere Gruppe zuerst besprochen werden, weil sie dem gewöhnlichen Verhalten sich näher anschließt.

1. Gymnospermen. Hier wäre als extremster Fall Ginkgo biloba anzuführen. In Europa findet nämlich sogar die Befruchtung der Eizelle häufig erst in der vom Baum abgefallenen Samenanlage statt. Für Japan aber gibt Hirasé an: „Les graines tombent de la plante-mère tantôt après maturité complète de l'embryon, tantôt avant; dans ce dernier cas, l'embryon continue à se développer après ques les graines sont déjà tombées“ [1]) Es findet also in Japan die Befruchtung statt, solange die Samenanlagen festsitzen.

Auch bei Ceratozamia ist der Embryo beim frisch abgelösten Samen noch klein und reift erst im Samen weiter heran, ebenso bei Gnetum Gnemon.

2. Dikotylen [2]).

Ranunculaceen. Als kleiner kugeliger Zellkörper ist der Embryo in den frisch abgefallenen Samen von Eranthis hiemalis und Ficaria verna nachweisbar. Die Samen fallen im Mai ab. Die Weiterentwicklung des Embryos geht im abgefallenen Samen während des ganzen Sommers, Herbstes und Winteranfangs stetig weiter, so daß er vor der Keimung die sonst in frisch abgefallenem Samen übliche Ausbildung erreicht. Die Keimung erfolgt normal im Frühling, also in der Zeit, in welcher auch sonst die kurze vegetative Entwicklung und Blütenbildung dieser Pflanzen stattfindet, die zu den ersten Frühlingspflanzen gehören.

Interessant ist das Verhalten innerhalb der Gattung Anemone. Der Embryo ist hier bald dikotyl, bald akotyl (letzteres in den Sektionen Sylvia und Hepatica). Es schwanken aber die Größen- und Ausbildungsverhältnisse des Embryos selbst bei einer und derselben Pflanze. Bei An. trifolia finden sich gelegentlich die Kotyledonen angedeutet. Meist aber ist der Embryo ein kugeliger, ungegliederter Zellkörper. So bei An. nemorosa, ranunculoïdes, Hepatica (die Pulsatillen haben einen kleinen dikotylen Embryo). Die Keimung findet bei ihnen erst im Jahre nach der Samenbildung statt. Die Wurzel durchbricht aber meist schon im Herbst das Perikarp.

Fumariaceen. Was Corydalis cava und solida anbelangt, so ist bekannt, daß der Embryo sich erst nach dem Abfallen des Samens, in welchem er als kleiner ungegliederter Zellkörper liegt) im Laufe des Sommers und Herbstes weiter ausbildet. Eigentümlich ist, daß hier ebenso wie bei Ficaria und Anemone appenina nur Ein Kotyledon am Keimling sich findet. Weiter entwickelt sich der Embryo bei C. nobilis und lutea (zwei nicht knollenbildenden Arten).

---

[1]) Hirasé, Etude sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba, Journal of the college of science, Tokyo, Vol. XII, pt. 2, 1899.

[2]) Seitdem in der 1. Aufl. d. B. die Aufmerksamkeit wieder auf diese Samen gelenkt wurde, sind mehrere Abhandlungen erschienen, die auch die ältere Literatur anführen. B. Schmid, Beiträge zur Embryoentwicklung (sic!) einiger Dikotylen, Botan. Zeit., 1902, M. Findeis, Über das Wachstum des Embryos im ausgesäten Samen vor der Keimung (Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Klasse), Abt. 1, 126. Bd., 1917, H. B. Guppy, studies in seeds and fruits, London 1912, p. 417ff.

Stylidiaceen. Die untersuchten Stylidium-Arten [1]) zeigen sämtlich ungegliederte Embryonen, ohne Andeutung von Kotyledonen und Wurzeln. Daß dasselbe Verhalten auch bei einer monokotylen Pflanze sich findet, ist schon von HOFMEISTER beobachtet worden.

Die von mir untersuchten Samen von Gagea lutea reiften Ende Mai, zu welcher Zeit auch die Blätter schon nicht mehr lebenskräftig waren. Der Embryo, an welchem der obere Teil des Embryoträgers ansitzt, ist ein ovoïder Körper, der in einem genauer untersuchten Falle eine Länge von 0,26 mm, eine Breite von 0,17 mm besaß. Im unteren Drittel läßt sich eine seichte Grube erkennen, welche die Lage des Sproßvegetationspunktes bzw. die der sehr wenig hervortretenden Kotyledonarscheide bezeichnet. Die Ausbildung der Wurzel ist noch kaum angedeutet. Der Embryo ist also zwar etwas mehr gegliedert, als nach HOFMEISTER's Angabe zu erwarten war, aber doch noch unfertig. Übrigens habe ich nicht untersucht, wann seine Weiterentwicklung eintritt.

Von anderen Monokotylen seien genannt: Paris quadrifolia, deren Embryo GÄRTNER als kleinen ungegliederten Körper abbildet (der bei der Keimung sich normal entwickelt), Erythronium dens canis, von dem IRMISCH einen kugeligen, am Wurzelende etwas zugespitzten Embryo angibt, ferner die Amaryllidee Hymenocallis speciosa, von der A. BRAUN einen kugeligen Embryo von kaum $^1/_3$ mm Durchmesser beschreibt.

Bei Crocus vernus fand ich vollständige Embryonen, die Kotyledonargrube enthält sogar die Anlage eines zweiten Blattes.

Scilla sibirica hat einen Embryo, der etwas weiter fortgeschritten ist, als der oben von Gagea beschriebene, er hat eine tiefere Kotyledonarscheidengrube. Es finden sich eben, wie schon erwähnt, alle Übergänge von „vollständigen" zu „unvollständigen" Embryonen. Auch bei den ersteren wird ja übrigens vor der Keimung zunächst eine weitere Ausbildung der angelegten Organe eingeleitet.

Die Pflanzen mit unvollständig ausgebildeten Embryonen sind aber keineswegs die einzigen, bei denen innerhalb der Samen vor Beginn der Keimung eine wesentliche Vergrößerung des Embryos stattfindet: Verf. hat schon vor Jahren auf das besonders auffallende Verhalten der Crinum-Samen hingewiesen und ähnliche Beispiele sind auch von anderen Pflanzen bekannt geworden, z. B. von Hedera helix (GUPPY).

Ausschlaggebend für die Möglichkeit des Nachreifens der Embryonen dürfte vor allem der Wassergehalt der Samen sein, was eben bei Crinum, das ein wasserreiches Endosperm besitzt, besonders auffallend hervortritt. Gewöhnlich findet bei der Samenreife eine sehr bedeutende Verminderung des Wassergehaltes statt. Diese wird wahrscheinlich [2]) bei den genannten Samen in viel geringerem Maße eintreten. Es sind diese Pflanzen auch alle solche, deren Samen rasch an Stellen gelangen, wo sie (durch totes Laub usw.) vor Wasserverlust geschützt sind. Je höher der Wassergehalt des Samens beim Abfallen und je geringer die Gefahr einer starken Austrocknung ist, desto leichter wird also das „Nachreifen" stattfinden können.

Nicht zu übersehen ist, daß es sich bei Eranthis, Ran. Ficaria, Gagea u. a. handelt um „Frühlingspflanzen mit kurzer Entwicklungsperiode [3]), welche ihnen zur Zeit, wo noch wenig andere Pflanzen kräftig entwickelt sind, und im Walde die Belaubung der Bäume noch keine dichte ist, anderen Pflanzen gegenüber von Vorteil sein muß. Teleologisch

[1]) BURNS, Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. Flora 87 (1900), p. 352.

[2]) Untersuchungen darüber liegen nicht vor.

[3]) GOEBEL, Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, p. 118. Diejenigen Frühlingspflanzen, welche im Sommer noch lange fortvegetieren (z. B. Chrysosplenium alternifolium, Symphytum bulbosum, Pulmonaria u. a.) und auch ihre Samen langsam ausbilden, haben, soweit meine Erfahrungen reichen, Samen mit vollständig ausgebildeten Embryonen.

betrachtet, ist es also für sie von Wert, auch die Zeit der Samenentwicklung abzukürzen. Sie geben dem Samen also zwar Endosperm mit, aber die sonst während einer längeren Zeitdauer an der Mutterpflanze erfolgende Weiterentwicklung findet hier im abgefallenen Samen statt"....

Daß die langsame Entwicklung solcher Samen mit unvollständigen Embryonen bedingt, daß diese spät erst keimen, und zwar zu einer Zeit, die in die normale Entwicklungsperiode der Pflanze fällt [1]), also günstige Keimungsbedingungen darbietet, ist gleichfalls nicht außer acht zu lassen. Der Same von Eranthis z. B. keimt immer nur (günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt) im Februar oder März. Er muß nach seiner Aussaat erst während des „Nachreifens" das Entwicklungsstadium erreichen, das ihn zur Keimung befähigt. Ähnlich ist es bei den Anemonen: die mit vollständigen Embryonen ausgestatteten keimen nach wenigen Wochen, die mit unvollständigen erst im Frühjahr nach der Aussaat (vgl. oben).

Wenn sich also auch in manchen Fällen deutliche Beziehungen zu den Lebensverhältnissen ergeben, so sind doch die oben angedeuteten kausalen die der Untersuchung am leichtesten zugänglichen.

§ 4. Embryo bis zur Keimung unvollständig.

Hierher gehören namentlich einige (durchaus nicht alle) Parasiten und Saprophyten.

Zunächst aber sei auf das Verhalten von Utricularia hingewiesen. Dieses ist dadurch von besonderem Interesse, daß die einzelnen Arten

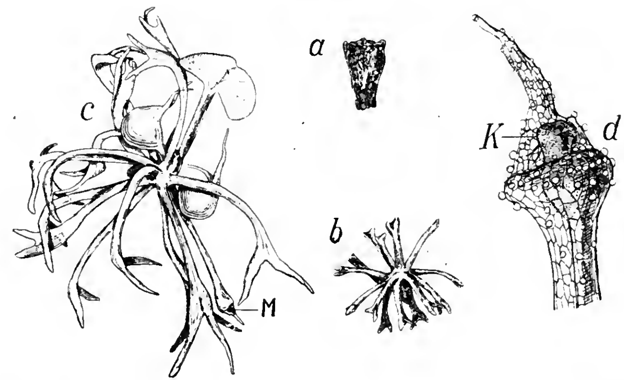


Fig. 1191. Utricularia nelumbifolia (nach vom Verf. bei Nuova Friburgo 1913 gesammeltem Material gez. von Dr. Merl). *a* Samen schwach vergrößert. Der Embryo, der die Samenschale ganz ausfüllt, läßt seine chlorophyllhaltigen Blätter durchschimmern. *b* Keimpflanze schwach vergrößert, von oben, mit zahlreichen zweiteiligen Primärblättern. Besonders ausgebildete Kotyledonen sind nicht vorhanden. *c* Ältere Keimpflanze, welche außer den Primärblättern auch einige Blasen und ein kleines Laubblatt entwickelt hat.

dieser tierefangenden Pflanzen auffallend verschieden gestaltete Embryonen aufweisen [2]).

Das eine Extrem wird dargestellt durch Arten wie Utric. Humboldti, nelumbifolia (Fig. 1191) und reniformis [3]), deren Embryonen schon inner-

[1]) Worauf auch schon Haberlandt für Eranthis hinwies (Schutzeinrichtung der Keimpflanzen, Wien 1877, p. 50).

[2]) Nähere Angaben bei Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, Marburg 1891 (abgekürzt zitiert als „S.").

[3]) Die beiden erst genannten leben in den wassererfüllten Blattbasen großer Bromeliaceen.

halb des Samens eine Anzahl grüne Laubblätter haben. Demgemäß entwickeln sie sich bei Vorhandensein von Wasser sofort, ohne Ruheperiode weiter. Sie nähern sich so den „viviparen“ Pflanzen (vgl. unten). Es sind das offenbar[1]) Arten, die — namentlich was die Wasserversorgung betrifft — auch in ihren Vegetationsorganen keine scharf ausgeprägte Ruheperiode durchmachen, sondern das ganze Jahr hindurch annähernd gleichmäßig weitervegetieren.

Das andere Extrem zeigt z. B. Utric. montana[2]), deren Embryo innerhalb des Samens noch keine Blattanlagen aufweist. — Diese entwickeln sich erst bei der Keimung. Es ist dies eine epiphytische mit knöllchenförmigen Wasserspeichern versehene Art, die Ruheperioden durchmacht. Einen Übergang zwischen den beiden Extremen stellen die Arten dar, deren Embryo Blattanlagen in Gestalt kleiner bei der Keimung sich weiterentwickelnder Höcker aufweist (so z. B. Utr. orbiculata, auch manche Wasser-Utricularien: vgl. Fig. 1192). Wieweit die hier angenommenen Beziehungen allgemein zutreffen, ist näher zu untersuchen. Jedenfalls aber nehmen die Utricularien auch in der Ausbildung ihrer Embryonen ebenso wie durch die ihrer Vegetationsorgane eine Ausnahmestellung unter den Dikotylen ein.

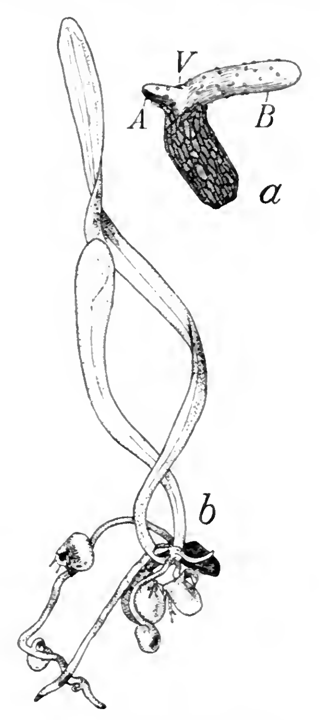


Fig. 1192. Häufiger Keimungstypus bei Utricularia (hier Utr. longifolia nach Merl). *a* Junge Keimpflanze, *A* und *B* die beiden ersten Blätter, von denen eines zum ersten Laubblatt *B*, das andere zum ersten Ausläufer *A* wird. *b* Ältere Keimpflanze mit 2 Laubblättern, 2 „Ausläufern“ und einigen Blasen, rechts hängt die Samenschale.

Unter den Samen der Saprophyten und Parasiten mit unvollständigem Embryo sind die kleinsten, welche im Pflanzenreich bekannt sind. Sie werden dementsprechend auch in sehr großer Zahl gebildet, so z. B. bei Orchideen, Pirola, Orobanche, Balanophoreen, Rafflesiaceen. Die Kleinheit des Embryo trägt (wie früher hervorgehoben) mit dazu bei, daß 1. mit einer begrenzten Menge von Baustoffen eine große Zahl von Samen gebildet werden und so 2. die Wahrscheinlichkeit, daß einzelne an geeignete Keimungsstellen kommen, erhöht wird. Soviel sich derzeit beurteilen läßt, sind alle diese Samen nämlich nur unter besonderen, nicht überall gegebenen Bedingungen keimfähig. Die Keimung (sei es schon deren Beginn oder die Weiterentwicklung) hängt ab von nicht näher analysierten chemischen Reizen. Diese werden bei den meisten Orchideen (wahrscheinlich auch bei Pirola, Monotropa und Verwandten) ausgeübt durch Pilzhyphen welche in den Samen eindringen, bei Wurzelparasiten wie Orobanche (wahrscheinlich auch Rafflesiaceen und Balanophoraceen) durch chemische Ausscheidungen der Wurzeln der Nährpflanzen. Auf solche sind übrigens auch die viel größeren mit wohl entwickelten Embryonen ausgestatteten Samen von Lathraea angewiesen. Die Weiterentwicklung der unvoll-

[1]) Eingehende Beobachtungen darüber liegen nicht vor.
[2]) Vgl. die Angaben und Abbildungen in Flora 72 (1889) p. 40.

ständigen Embryonen bei der Keimung verläuft vielfach anders, als bei den innerhalb des Samens nachreifenden Embryonen (s. u.).

Soweit sich bis jetzt überblicken läßt, lassen sich drei Typen (von denen zwei beobachtet sind, der dritte nur als Vermutung besteht) aufstellen: der Orchideentypus, der Orobanchetypus und der Pirolaceentypus.

a) Orchideentypus. Wie bei einer so umfangreichen Familie zu erwarten ist, tritt dieser in einer Anzahl verschiedener Abwandlungen auf. Indes läßt sich als gemeinsames Merkmal doch aufstellen: vollständige Unterdrückung der Hauptwurzel und eigenartige Ausbildung des Hypokotyls bei der Keimung.

Es können hier nur einige Beispiele angeführt werden.

a) Erdorchideen [1]). Die Keimpflanzen der knollenbildenden Ophrydinen sind dadurch ausgezeichnet, daß sie erst lange nach der Keimung über die Erde treten.

Während diese Pflanzen in ihrem späteren Leben nicht nur ihre Blütenstände, sondern auch chlorophyllhaltige Laubblätter über den Boden senden (sie sind offenbar Hemisaprophyten), lebt die Keimpflanze mehrere Jahre als Holosaprophyt im Boden. Ihre Gestaltung ist nicht bei allen gleich. Als wesentlich dürfte aber zu erwähnen sein, daß das Sproßende des Embryo sich überall zur Knospe weiter entwickelt, das Hypokotyl (dessen anatomischer Bau in den Fällen, in denen ein Zentralzylinder ausgebildet ist, sich dem der Wurzeln nähert) als ein mit Wurzelhaaren bedecktes Knöllchen, an welchem, wie es scheint, exogen, auch eine Wurzel entspringen kann. An der Basis der aus der Knospe hervorgegangenen Sproßachse bilden sich dann weitere Wurzeln und Wurzelknollen (vgl. betr. dieser den Abschnitt über umgebildete Wurzeln).

b) Epiphytische Orchideen. Betreffs der Abhängigkeit der Keimung von dem in den Keimling eintretenden Pilz muß auf die Untersuchungen von Noël Bernard und Burgeff [2]) verwiesen werden. Hier handelt es sich nur um die Gestaltungsverhältnisse der Keimpflanzen. Diese stimmen mit den terrestrischen Orchideen insofern überein, als auch hier das Hypokotyl zunächst sich besonders — vielfach knöllchenförmig — entwickelt, wobei es namentlich bei rindenbewohnenden Orchideen entsprechend einer einseitigen Beleuchtung oft dorsiventral sich ausbildet. Bei Odontoglossum z. B. (Fig. 1193) wird das radiäre, normal im Substrat steckende Hypokotyl zunächst kreiselförmig (Fig. 1193 *c*). Es heftet sich mit Wurzelhaaren an, während die Entwicklung der Stammknospe erst später beginnt. Bei Taeniophyllum, einer Gattung, bei der statt chlorophyllhaltiger Laubblätter nur Schuppen entwickelt sind, ist schon der Kotyledo sehr gehemmt, so daß seine Existenz teilweise (aber mit Unrecht) in Abrede gestellt wurde [3]). Das Hypokotyl ist fast messerklingenförmig entwickelt und auf der Unterseite mit eigenartigen Haftorganen versehen.

b) Der Orobanchetypus (dem sich wahrscheinlich auch die Balanophoreen anschließen) ist dadurch gekennzeichnet, daß wie bei den Orchideen das Hypokotyl sich stark entwickelt und später außerhalb der Nährpflanze knöllchenförmig anschwillt, während die Stammknospe gewöhnlich gar nicht zur Ausbildung gelangt. Im übrigen sei auf das bei Besprechung der Wurzelbildung der Parasiten Gesagte verwiesen und nur

---

[1]) N. Stojanow, Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydinen, Flora 109 (1917) p. 1 ff. Dort ältere Literatur.

[2]) H. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909 und: die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen, Jena 1911. Daselbst weitere Literatur.

[3]) Goebel, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln Biol. Centralblatt 1915.

hervorgehoben, daß die blattlosen aus dem Hypokotyl entspringenden mit Sproßachsenstruktur versehenen Organe der Balanophoreen ihr Analogon bei den Wurzelträgern der Selaginellen und den Knollen der Dioscoreen finden (p. 113), welche gleichfalls schon bei der Keimung am Hypokotyl ihren Ursprung nehmen.

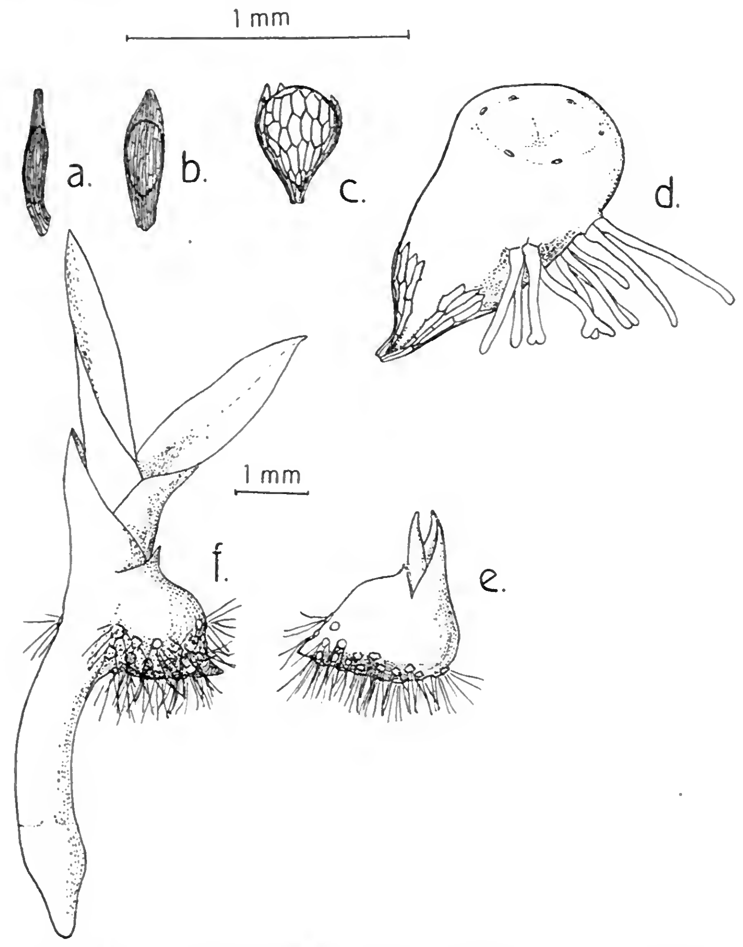


Fig. 1193. Keimung von Odontoglossum nach Burgeff. Bei *c* die Samenschale gesprengt, *d* kreiselförmiges Hypokotyl einseitig mit Rhizoiden angeheftet, bei *e* ist die Stammknospe entwickelt, bei *f* bereits die erste Wurzel aufgetreten.

c) Pirolaceentypus. Nur die ersten Keimungsstadien sind durch H. Christoph[1]) bekannt geworden: Das Wurzelende des Embryos verlängert sich, während das Sproßende stehen bleibt. Die Weiterbildung geht wahrscheinlich derart vor sich, daß nur das Wurzelende sich fortentwickelt, das Sproßende als Haustorium im Endosperm bleibt aber später keine Weiterentwicklung erfährt. Vermutlich ist auch hier der Keimling zu-

[1]) H. Christoph, Unters. über die mykotrophen Verhältnisse der „Ericales“ und die Keimung von Pirolaceen. Beih. zu Bot. Centralbl., Bd. XXXVIII (1921). Die gelegentlich im Freien gefundenen jungen Pirolapflanzen erlauben kein einigermaßen sicheres Urteil über den Entwicklungsgang. Sie bleiben daher hier unberücksichtigt.

nächst Holosaprophyt. Später entstehen (als Adventivsprosse an den Wurzeln), zunächst unterirdische dann oberirdische, bei Pirola mit chlorophyllhaltigen Blättern ausgerüstete, bei Monotropa nur der Blütenbildung dienende Sprosse. Es ist natürlich auch möglich, daß das Sproßende des Embryo sich später weiter entwickelt, aber es scheint mir das weniger wahrscheinlich als die eben gemachte Annahme, die mit dem Verhalten ähnlich gebauter Embryonen anderer Pflanzen übereinstimmt.

§ 5. **Viviparie** [1]).

Daß die Gliederung, welche der Embryo innerhalb des Samens erreicht, mit den äußeren Lebensbedingungen in enger Beziehung steht, zeigt sich namentlich bei den Pflanzen, die man als „vivipar" bezeichnet hat. Streng genommen sind darunter nur solche zu verstehen, bei denen der Embryo, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, also schon solange die Frucht noch an der Mutterpflanze ist, keimt.

Dies ist der Fall bei den „Mangrove"-Pflanzen, speziell den Arten der Gattung Rhizophora, Bruguiera, Ceriops. Der Embryo dieser Rhizophoreen ist ausgezeichnet durch die starke Entwicklung seines keulen- oder stockförmigen, bei manchen an der Mutterpflanze über $^1/_2$ m Länge erreichenden hypokotylen Gliedes. Die Kotyledonen dienen nur als Saugorgane, welche dem Embryo die von der Mutterpflanze gelieferten Baustoffe zuführen, Der Embryo gewinnt durch seine Gestalt die Fähigkeit, sich in dem schlammigen Substrat rascher befestigen zu können, als wenn er in diesem erst heranwachsen müßte. Das ist, wie Karsten (a. a. O., p. 38) mit Recht hervorhebt, für Pflanzen mit verhältnismäßig langsamer Entwicklung besonders wichtig. Samen von Pflanzen, die durch rasche Entwicklung ausgezeichnet sind, wie z. B. die von Sonneratia acida, zeigen die Viviparie nicht, ihre rasche Entwicklung wird durch reichliche Ablagerung von Reservestoffen begünstigt. Der Keimling der Mangroven fällt mit der Wurzelspitze nach unten in den Schlamm [2]) und bewurzelt sich hier sehr rasch, wobei dem Standort entsprechend das Wurzelsystem sich flach ausbreitet und eine Hauptwurzel nicht zur Ausbildung gelangt.

Avicennia bildet insofern den Übergang zu den „viviparen" Pflanzen, bei denen die Fruchtwand nicht an der Mutterpflanze durchbohrt wird, als bei ihr die Keimlinge bald von der Fruchtschale umhüllt, bald ohne sie sich loslösen. Sie haben an ihrem Hypokotyl steife, nach oben gekrümmte Haare, welche zur ersten Befestigung im Schlamme dienen. Die Embryonen von Aegiceras wachsen innerhalb der hornartig gekrümmten Frucht aus der Samenanlage heraus und füllen den Innenraum der Frucht namentlich durch ihr langes Hypokotyl aus (Abbildungen bei Goebel, pflanzenbiologische Schilderungen I, Taf. 5 und bei Karsten a. a. O.).

Auch bei Monokotylen finden sich ganz analoge Erscheinungen. So (abgesehen von Crinum) Cryptocoryne [3]). Die Samenanlagen dieser Aroidee haben zwei Integumente, von denen das äußere nach der Befruchtung zu einem schwammigen Gewebekörper heranwächst (Fig. 1194 *1, 2*); in diesem findet die Weiterentwicklung des Embryo statt. Dieser tritt

---

[1]) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen I, p. 113 ff., wo die ältere Literatur angeführt ist. Eingehende Untersuchungen bei Karsten, Die Mangrovevegetation des malayischen Archipels. Biblioth. botanica, Heft 22.

[2]) Bei hohem Wasserstande ist das nicht der Fall.

[3]) Vgl. Goebel, Cryptocoryne, eine lebendig gebärende Aroïdee. Flora 83 (1897), p. 426.

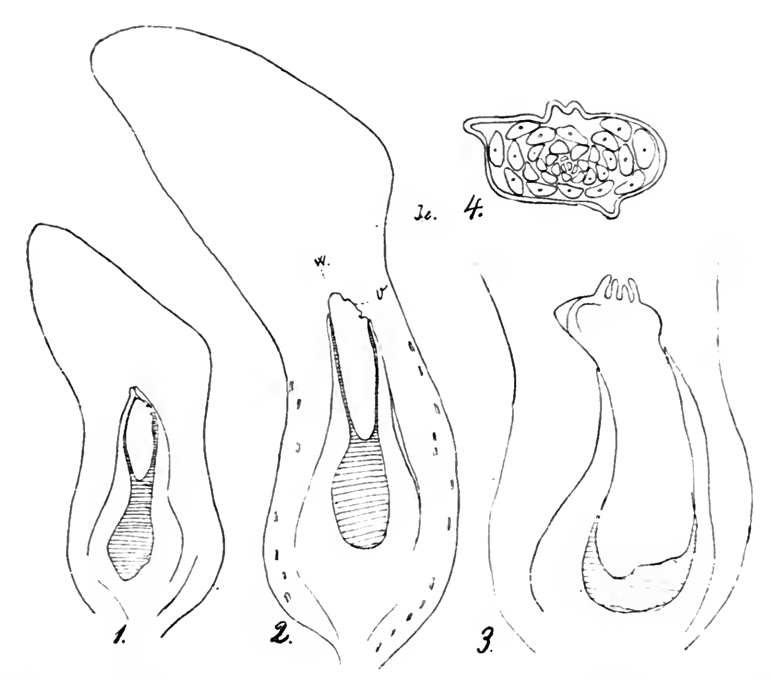


Fig. 1194. Cryptocoryne ciliata. Samenentwicklung. *1* Längsschnitt durch eine Samenanlage mit Embryo. Das äußere Integument ist schon zu einem schwammigen Körper herangewachsen, der Embryo noch im Embryosack (Endosperm schraffiert). *2* Längsschnitt durch eine ältere Samenanlage. Der Embryo ist mit seinem Wurzelende (*w*) und dem Sproß-Vegetationspunkt (*v*) aus dem inneren Integument herausgetreten. *3* Etwas älterer Embryo im Längsschnitt. *4* Querschnitt durch einen Samen. Der Embryo hat zahlreiche Blätter.

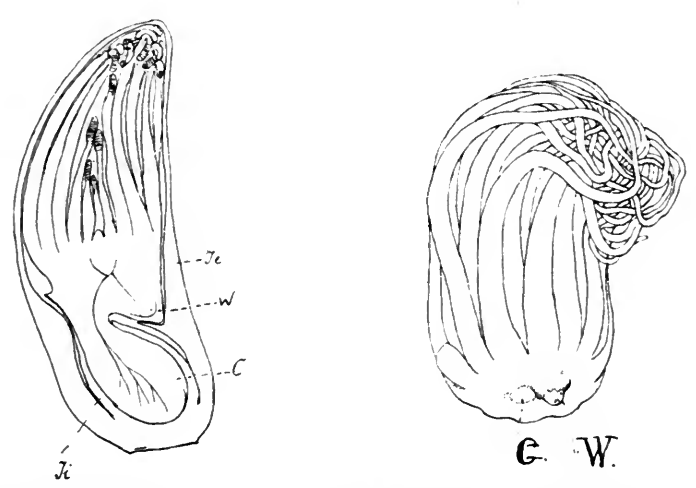


Fig. 1195. Cryptocoryne ciliata. Links Längsschnitt durch einen (noch nicht ganz reifen) Samen. Der Embryo steckt mit dem Kotyledon im Embryosack, die Hauptwurzel *W* und die umfangreiche Stammknospe haben sich außerhalb desselben weiterentwickelt. *Je* äußeres Integument. Rechts älterer Embryo, der sich vom Kotyledon losgelöst hat. *C* Ansatzstelle des Kotyledon. *W* Wurzel.

nämlich mit seinem unteren Teile (d. h. Stammknospe, Hypokotyl und Wurzel) aus dem inneren Integument heraus, nur der Kotyledon bleibt als Saugorgan im Endosperm stecken (Fig. 1195). Die Stammknospe wächst mächtig heran, sie erzeugt zahlreiche Blätter und ist nur von einer äußerst dünnen Samenschale umgeben. Sie löst sich vom Kotyledon leicht ab (Fig. 1195, rechts) und ist nun zu rascher Weiterentwicklung ausgerüstet.

Hier ist also — ebenso wie bei Utric. reniformis u. a. — der „Embryo“ zwar bei der Aussaat noch von einer dünnen Samenschale umschlossen, aber doch schon innerhalb des Samens gekeimt und zur sofortigen Weiterentwicklung bereit. Derartige Fälle schließen sich unmittelbar an das Verhalten der oben erwähnten Utricularia-Arten (U. reniformis, U. nelumbifolia, Humboldti).

Erwähnt sei ferner die Bambusee Melocanna [1]), deren Samen und Fruchtbildung von der der übrigen Gräser erheblich abweicht. Die Frucht ist eine birnartige Beere. Die Samenanlage hat nach Stapf kein Integument, ist also wie die von Crinum nackt. Der Embryo entwickelt den Kotyledo ähnlich wie der von Cryptocoryne als Saugorgan, welches das Endosperm ganz verdrängt. Die Stammknospe des Embryos durchbricht das reservestoffhaltige Perikarp schon so lange die Frucht noch an der Pflanze hängt und entwickelt sich nach deren Abfallen im Boden rasch weiter.

Die Viviparie in ihren verschiedenen Formen ist, wie ich früher [2]) darzulegen versucht habe, nur eine besonders ausgebildete Form des bei Bewohnern feuchter Standorte weitverbreiteten Verhaltens, daß die Keime ohne Ruheperiode sich weiterentwickeln. Das hängt nach der oben entwickelten Anschauung damit zusammen, daß aus den heranreifenden Samen hier nicht so viel Wasser entzogen wird als sonst. Ähnlich verhalten sich auch einige Sporenpflanzen. Wir haben bei den Lebermoosen, deren Sporen schon innerhalb der Sporogonien keimen (p. 765, 769) und bei den zwei analog sich verhaltenden Laubmoosen (p. 782) darauf hingewiesen. Auch bei Farnen, die ständig feuchte Standorte bewohnen, sehen wir die Sporen auf sofortige Keimung eingerichtet und teilweise, wie bei den Hymenophylleen, die ersten Keimungsstadien innerhalb der Sporangien zurücklegen, während die Sporen von Bewohnern trockener Standorte auf eine Ruheperiode eingerichtet sind. Die Weiterentwicklung des Embryos der viviparen Pflanzen von seiten der Mutterpflanze wird offenbar durch das ständige Vorhandensein von Wasser erleichtert. Die eigenartige Form, welche das Hypokotyl der Rhizophoreen besitzt, die Verankerungseinrichtung der Avicennien u. a. aber erleichtern die Besiedlung der von diesen Pflanzen bewohnten Standorte. Übrigens ist klar, daß die Viviparie für typische Xerophyten (Wüstenbewohner u. dgl.) nur unter besonderen Umständen erträglich sein würde, während sie bei Pflanzen, die an ständig (oder doch zur Keimungszeit) feuchten Standorten leben, zwar nicht besonders vorteilhaft zu sein braucht, aber auch für die Weiterentwicklung nicht schädlich ist. Wenn diese Anschauungen zutreffen, so schließen sich die „zufällig“ viviparen Pflanzen, deren Embryonen sich nur bei besonders feuchter Witterung schon an der Mutterpflanze weiter entwickeln, ohne weiteres an die habituell viviparen Pflanzen an.

---

[1]) O. Stapf, On the fruit of Melocanna bambusoides Trin. An endospermless viviparous Genus of Bambuseae. Trans. of the Linnean Soc., 2. ser., Vol. VI, p. 9 (1904).
[2]) Pflanzenbiol. Schilderungen I 1889.

§ 6. Umgestaltung des Embryos durch Ablagerung von Reservestoffen.

Charakteristische Veränderungen erfährt der Embryo, wenn in ihm während der Samenruhe größere Mengen von Reservestoffen abgelagert sind.

Meist geschieht dies bei den Dikotylen in den Kotyledonen; allbekannt ist ja deren mächtige Entwicklung (im Verhältnis zur Ausbildung von Sproß und Wurzel) bei Papilionaceen, Cupuliferen u. a. Gewöhnlich werden beide Kotyledonen gleichmäßig zur Ablagerung benutzt. Bei Trapa (Abbildungen S. II, Taf. XXIV) ist es nur einer, der mächtig anschwillt, während der andere klein bleibt. Ähnliche Fälle von Asymmetrie der Kotyledonen werden uns später beschäftigen.

Bei manchen Dikotylen wird das hypokotyle Glied zur Ablagerung von Reservestoffen benutzt. In diesem Falle pflegen die Kotyledonen nur wenig entwickelt zu sein, so daß sie sogar bei manchen Embryonen als fehlend betrachtet wurden.

Einige Beispiele seien angeführt, wobei wir die oben p. 1214 besprochene Gestaltung der Embryonen mancher Utricularia-Arten, die wir auch hier anschließen könnten, übergehen.

Guttiferen. In Fig. 1196 ist die Embryogestaltung und Keimung von Xanthochymus pictorius Roxb. abgebildet[1]). Wie der Längsschnitt (Fig. 1196 *II*) zeigt, sind die beiden Kotyledonen sehr klein. Sie treten namentlich in der Flächenansicht (Fig. 1196 *III*) deutlich hervor, befinden sich aber nicht genau an der Spitze des Embryos, sondern sind durch einen Auswuchs des hypokotylen Gliedes[2]) (*a* Fig. 1196 *II*) (der bei der Keimung über den Boden tritt und ergrünt, später aber vertrocknet) zur Seite gedrängt. Die Wurzelanlage ist nur klein, sie entwickelt sich bei der Keimung weiter. Die Hauptwurzel wird in ihrer Entwicklung bald überflügelt durch eine an der Basis des Keimsprosses

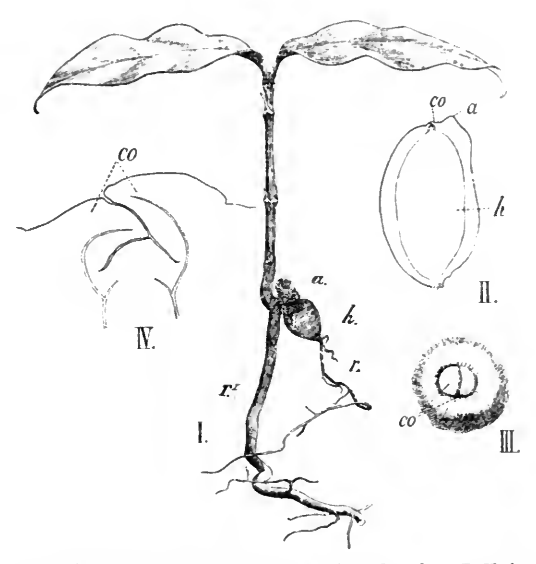


Fig. 1196. Xanthochymus pictorius Roxb. I Keimpflanze (auf $^1/_3$ der nat. Gr. verkleinert). Oben der Keimsproß, welcher nach einigen Niederblattpaaren 2 Laubblätter gebildet hat. *h* knollenförmig verdicktes hypokotyles Glied, *a* Auswuchs, *r* Hauptwurzel, r^I „Adventiv"-Wurzel. *II* Embryo aus einem reifen Samen im Längsschnitt ($^2/_3$ nat. Gr.). *co* Kotyledonen. Diese sind besser sichtbar in der (stärker vergr.) Oberansicht in *III* sowie dem noch stärker vergr. (nicht ganz medianen) Längsschnitt durch den oberen Teil des Embryo in *IV*.

———

[1]) Nach eigenen Beobachtungen; vgl. Planchon et Triana, Mémoire sur la famille des Guttifères. Ann. des sc. nat., Série 4, T. 16, wo auch die ältere Literatur angeführt ist.

[2]) Dies tritt noch auffallender auf bei Lecythideen. Vgl. die Abbildung des Keimlings von Eschweilera obtecta von Miers, wiedergegeben von Niedenzu, wo die Sproßachse scheinbar seitlich aus der Mitte des hypokotylen Gliedes entspringt.

gebildete „Adventiv"-Wurzel (r^1 Fig. 1196), welche sich in die Verlängerung des Keimsprosses stellt und offenbar dem bleibenden Wurzelsystem den Ursprung gibt. Es wird so eine direktere und einfachere Verbindung des Sprosses mit dem Boden hergestellt, als wenn die Leitungsbahnen dauernd durch das (als Reservestoffbehälter dienende und später ausgeschaltete) hypokotyle Glied gehen würden.

Lecythideen. Hier finden sich denen mancher Guttiferen einigermaßen analoge Verhältnisse. Genau untersucht wurde die Embryobildung von Barringtonia Vriesei durch Treub [1]). Der Unterschied gegenüber Xanthochymus besteht hauptsächlich darin, daß nicht nur das hypokotyle Glied fleischig verdickt ist, sondern auch dessen Fortsetzung nach oben, die sich aber bei der Keimung streckt. Dieser Teil der Sproßachse trägt einige unregelmäßig gestellte Schuppen [2]), deren 2 unterste einander nicht gegenüberstehen, so daß man zweifelhaft sein kann, ob man sie als Kotyledonen bezeichnen soll. Sie sind weder durch ihre Stellung noch sonst vor den übrigen Schuppen ausgezeichnet. Die Hauptwurzel kommt hier nach den Angaben von Treub nicht zur Entwicklung. Auch hier erfolgt wie bei den Xanthochymus die Ablagerung der Reservestoffe in dem stark angeschwollenen zentralen Teil der embryonalen Sproßachse.

Der Embryo von Bertholletia excelsa wurde als „ungegliedert" bezeichnet [3]), was wohl dasselbe bedeuten soll, wie die Beschreibung desjenigen von Lecythis, von welchem angegeben wird, er bestehe nur aus dem „Stämmchen", d. h. also er sei ein blattloser Körper (dessen Vegetationspunkt sich erst später zur Sproßachse verlängert). Die Untersuchung des Embryos ergab aber, daß er Blattanlagen besitzt, welche den Vegetationspunkt bedecken. Allerdings sind sie recht klein und deshalb früher nicht beobachtet worden. Auf dem Längsschnitt sind sie deutlich wahrnehmbar (Fig. 1197) [4]). Es sind zwei kleine Schuppen (*Cot* Fig. 1197 *I*), welche den Vegetationspunkt des Embryos dicht bedecken, ob sie einander genau gegenüberstehen, wurde nicht ermittelt. Weitere Blattanlagen (wenn man von kleinen, am Vegetationspunkt wahrnehmbaren Höckern absieht), wurden nicht gefunden. Das massige hypokotyle Glied speichert auch hier die Reservestoffe im „Mark", welches durch aus kleinen, langgestreckten Zellen bestehendes Gewebe (in welchem sich später jedenfalls Leitbündel differenzieren), von der Rinde getrennt ist (in der Figur durch die dem Umfang gleichsinnig verlaufenden Striche angedeutet). Die Wurzelanlage (*W*) ist nur sehr wenig ausgebildet, aber an der Zellanordnung kenntlich, Abbildungen nach zu urteilen, entwickelt sie sich bei der Keimung zur Hauptwurzel weiter.

Es besteht bei den erwähnten Embryonen offenbar eine Beziehung (Korrelation) zwischen der geringen Entwicklung der Kotyledonen und der massigen Ausbildung der hypokotylen Sproßachse, eine Beziehung, die auch bei manchen Kakteen hervortritt, deren Hypokotyl namentlich als Wasserspeicher ausgebildet ist.

Bei Monokotylen ist die Ablagerung von Reservestoffen im Hypokotyl bei denjenigen Formen ausgeprägt, die einen „großfüßigen Embryo" (Embryo macropus) haben.

---

[1]) Notes sur l'embryon etc. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg, Vol. 4, p. 101 ff.

[2]) Diese können nach gelegentlichen Beobachtungen an einer anderen Barringtonia Achselsprosse entwickeln, wenn das Ende des Keimlings beschädigt wurde.

[3]) Niedenzu in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien III, 7.

[4]) Der Embryo liegt in einem dünnen, meist nur aus zwei Zellagen gebildeten Endosperm.

Dahin gehören namentlich die Potamogetonaceen, unter denen z. B. Zanichellia ein verdicktes hypokotyles Glied zeigt, an dessen Ende gewöhnlich die Anlage der Hauptwurzel sich befindet (Fig. 1199, *9*).

Fig. 1198 stellt einen anderen Fall dar, den Embryo einer Posidonia, deren Früchte ich am Strande von Westaustralien massenhaft angeschwemmt fand. Das untere Ende des mächtig angeschwollenen Hypokotyls entwickelt hier keine Wurzel, eine solche (*W* Fig. 1198) findet sich seitlich an der Kotyledonarbasis. Man wird zunächst geneigt sein, sie als eine Adventivwurzel zu betrachten, während die Hauptwurzel fehlgeschlagen

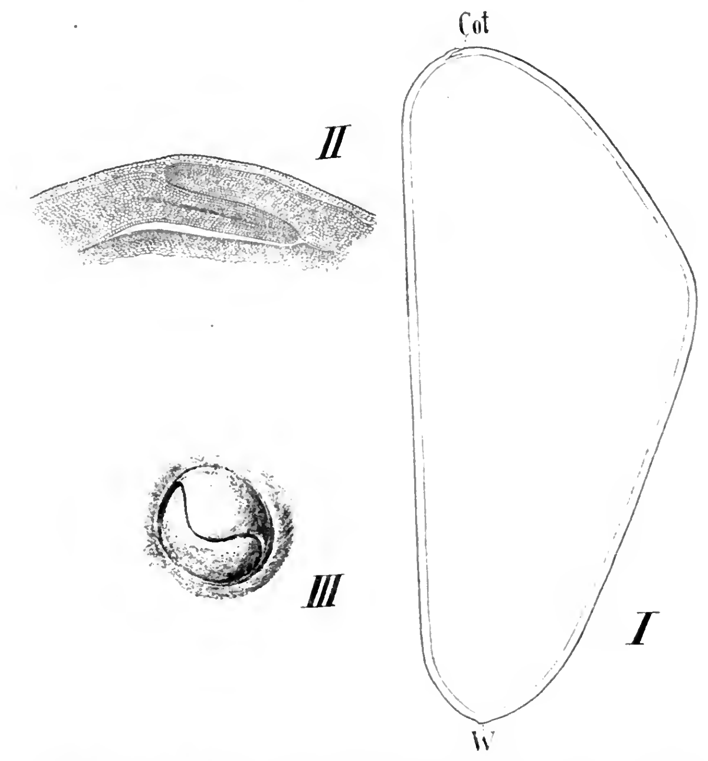


Fig. 1197. Bertholletia excelsa. *I* Längsschnitt durch den Embryo, schwach ($3^1/_3$ mal) vergr. *Cot* Cotyledonen, *W* Wurzelende. *II* der apikale Teil eines Embryos, im Längsschnitt stärker vergr.; man sieht, daß die Kotyledonen noch von einer dünnen Endospermschicht überlagert sind. *III* Kotyledonen von oben (schwächer vergr. als *II*); der eine Kotyledon deckt den anderen.

war. Möglich ist es, daß die letztere durch eine seitliche Wucherung des Hypokotyles verschoben ist, also die Hauptwurzel darstellt, dafür spricht die von Bornet untersuchte Entwicklungsgeschichte des Embryos von Phucagrostis.

Dagegen ist eine solche „Verschiebung“ bei dem Embryo von Ruppia, für welchen man sie auch teilweise angenommen hatte, nicht vorhanden. Auch bei ihm findet sich ein stark angeschwollenes Hypokotyl (Fig. 1199, *5*, *10*) und seitlich neben der Sproßknospe eine — exogen entstandene Wurzelanlage.[1]) Da diese weit entfernt vom Anheftungspunkt des

[1]) Vgl. das analoge Verhalten einiger Ophrydeen p. 1216.

Embryos an den Embryoträger usw. angelegt wird, so liegt kein erheblicher Grund vor, sie für die verschobene Hauptwurzel zu halten. Diese ist nach WILLE an der Basis des Hypokotyls nur noch durch einige Zellteilungen angedeutet. Übrigens wird bei derartigen „makropoden" Embryonen schon durch das Gewicht des mit Reservestoffen angefüllten Hypokotyls eine vorläufige Befestigung des Keimlings im Substrat erreicht werden, womit eine Funktion, welche sonst die Hauptwurzel übernimmt, ausfällt.

Schon bei Ruppia und Halophila (Fig. 1199, *11*) zeigt das Hypokotyl Auswüchse — hier in Gestalt eines unter der Standknospe liegenden Kragens.

In besonders merkwürdiger Form treten solche Hypokotylauswüchse auf bei der Gattung Zostera. Hier entspringt der sich bei der Keimung weiter entwickelnde Teil des Embryos scheinbar aus einem schildförmigen Körper, welcher in der Frucht gefaltet ist und den oberen Teil des Embryos einschließt (vgl. den Querschnitt Fig. 1200 *I*). Dieser macht eine starke S-förmige Krümmung, deren unterer Schenkel vom Kotyledon (*Co*) gebildet wird. Der obere (dem schildförmigen Teile anliegend) stellt den oberen Teil des Hypokotyls dar (*H* Fig. 1200 *I*). Dessen unterer Teil hat den erwähnten schildförmigen Auswuchs gebildet, in welchem die Reservestoffe abgelagert sind. Wie mir gelegentliche Beobachtungen zeigten, findet beim Embryo sehr frühzeitig durch die Entwicklung des Auswuchses am hypokotylen Glied eine Drehung statt, ähnlich wie dies oben bei Lycopodium u. a. erwähnt wurde. In Fig. 1200 *II* ist durch den Auswuchs *M* eine Drehung der Spitze des Embryos um etwa 90° erfolgt und der Kotyledon scheinbar nicht mehr terminal.

Fig. 1199. *1—8* Ruppia maritima nach MURBECK. *et* Embryoträger, *cot* Kotyledon, *nw* Nebenwurzel. *9* Embryo von Zanichellia palustris nach WILLE. *10* Embryo von Ruppia rostellata nach WILLE. *11* Embryo von Halophila nach BALFOUR *12* Embryo von Zostera marina nach ROSENBERG. *hw* Hauptwurzel, *hyp* Hypokotyles Glied, *a á* Ränder der Auswüchse des Hypokotyls.

Hofmeister, welcher zuerst die Entwicklungsgeschichte des Zostera-Embryos untersuchte [1]), deutete den Embryo wesentlich anders: was wir als schildförmigen Auswuchs des Hypokotyles bezeichneten, faßte er als „Achse erster Ordnung" des Embryo auf. Darin wird ihm wohl kaum mehr jemand folgen, zumal durch eine eingehende Untersuchung von Rosenberg [2]) die oben gegebene Auffassung durchaus bestätigt wurde. Daß der Hypokotylauswuchs auf der Konvexseite stärker entwickelt ist, als auf der Konkavseite entspricht einem auch sonst vielfach wahrnehmbaren Verhalten. Ganz unklar aber ist, wie der Embryo zu seiner — der von Halophila gegenüber — stark asymmetrischen Entwicklung kommt, und ob sie etwa für die Verbreitung oder Keimung von Bedeutung ist.

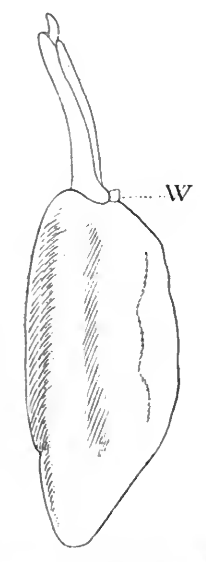


Fig. 1198. Embryo von Posidonia sp. (Westaustralien 1898). ca. 3mal vergrößert. *W* Wurzelanlage.

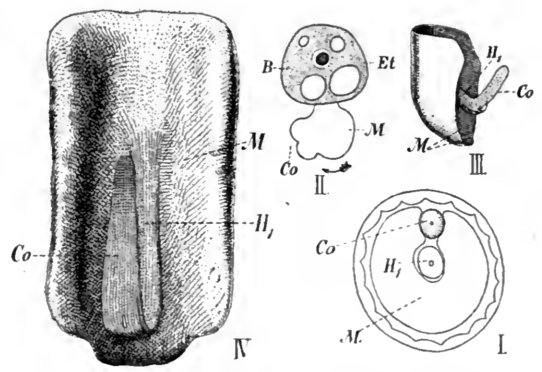


Fig. 1200. Zostera marina. *I* Querschnitt durch die Frucht (schwach vergr.), *Co* quer getroffener Kotyledon, H_1 Querschnitt durch das hypokotyle Glied, *M* durch dessen mantelförmigen Auswuchs. *II* Junger Embryo im optischen Längsschnitt, *Et* blasenförmiger (aus einer Zelle bestehender) Embryoträger, *Co* Cotyledon, *M* Auswuchs des hypokotylen Gliedes. Der Pfeil bezeichnet die Richtung, in welcher die Spitze des Embryos verschoben erscheint. *III* Älterer, aber noch nicht fertiger Embryo, ebenso stark vergrößert wie der von der Fläche gesehene Embryo *IV*, dessen Mantel durch Quellung sich flacher ausgebreitet hat als im Samen.

Die angeführten Beispiele werden genügen, um zu zeigen, in wie tiefgreifender Weise bei verschiedenen Pflanzen schon der Embryo durch die Ablagerung von Reservestoffen in seiner Gestaltung beeinflußt werden kann. Im Grunde liegt nichts anderes vor, als was bei vielen Sprossen im späteren Lebensalter eintritt: die Ablagerung von Reservestoffen in den Kotyledonen entspricht der Zwiebel — die im Hypokotyl der Knollenbildung. Auch die Tatsache, daß die Reservestoffe in einem seitlichen Auswuchs des Hypokotyls abgelagert werden (z. B. bei Zostera), findet ihr Gegenstück bei manchen Sproßachsen (z. B. bei Colchicum).

Eine experimentelle Untersuchung an außerhalb der Pflanze künstlich ernährten Embryonen wird zu prüfen haben, welche Bedingungen für die verschiedenartige Heranziehung der einzelnen Teile des Embryo zur Reservestoffablagerung maßgebend sind.

[1]) Hofmeister, Die Entwicklungsgeschichte von Zostera. Bot. Zeit. 1852.

[2]) Rosenberg, Über die Embryologie von Zostera marina L. Bihang Handl. Svensk Vetensk. Ak. Bd. 27, Afd. 3, 1901.

§ 7. Die Kotyledonen. Allgemeines.

Vorbemerkung. Die sonderbare Bezeichnung „Kotyledonen“ ging aus von den zu Reservestoffbehältern umgebildeten Keimlingsblättern. MALPIGHI [1]) erkannte richtig deren Bedeutung für die Ernährung der Keimpflanzen. Er verglich sie deshalb mit den schüssel- oder napfförmigen Placenten [2]) mancher Säugetiere — ein Vergleich, der natürlich nur in ganz allgemein physiologischem Sinne zutrifft. Die Versuche diesen schon für die laubblattartigen Keimlingsblätter wenig zweckmäßigen Namen zu beseitigen, sind erfolglos geblieben. Jetzt ist er durch die Benutzung zur Bezeichnung großer Gruppen des Pflanzenreiches (Monokotylen, Dikotylen) fest eingebürgert. —

Ausgezeichnet sind die Kotyledonen zunächst durch ihre Stellung: als Kotyledon bezeichnet man das erste Blatt oder die ersten von den folgenden abweichenden Blätter, die am Embryo auftreten. Wenn man auch ihre Entstehungsart als eine besondere betrachtet, deshalb weil sie nicht aus einem Sproßvegetationspunkt, sondern aus der noch ungegliederten Embryonalanlage hervorgehen, so trifft das deshalb nicht mehr zu, weil wir auch andere Blätter kennen, die nicht an einem Sproßvegetationspunkt entstehen (p. 123). LEITGEB hat die Bezeichnung Kotyledon auch auf die (ein bis zwei) Blätter des Embryos der Pteridophyten übertragen, die „unabhängig von einem Sproßvegetationspunkt“ entstehen (p. 978). Diese Blätter sind zweifellos Laubblätter, die sich — von ihrer ersten Anlage abgesehen — von den anderen Primärblättern nicht wesentlich unterscheiden. Es wird unten zu zeigen sein, daß eine Ableitung von den Laubblättern auch für die Kotyledonen der Samenpflanzen gilt, denen man teilweise — aber mit Unrecht — die Blattnatur abgesprochen hat. Auch sie sind zweifellos nichts anderes als oft eigenartig ausgebildete Primärblätter.

§ 8. Zahl der Kotyledonen bei den Gymnospermen.

A. Cycadeen. Die große Mehrzahl der untersuchten Formen besitzt zwei Kotyledonen. Wenn, wie schon WARMING für Ceratozamia [3]) nachwies, nur Einer vorhanden ist, darf dies um so mehr als durch Verkümmerung des zweiten zustandegekommenen betrachtet werden, als ungleiche Größe der Kotyledonen auch bei anderen Cycadeen vorkommt.

Die Kotyledonen bleiben, sei es in Zwei- sei es in Einzahl im Samen als Saugorgane stecken, und treten nicht über die Erde. Dementsprechend ist auch die Ausbildung ihres Spreitenteiles eine sehr einfache. Nur bei Macrozamia spiralis soll nach SCHACHT der größere der beiden Kotyledonen eine mit Andeutungen von Fiederblättern versehene Spreitenanlage besitzen. Eine Bestätigung der SCHACHT'schen Angabe würde besonders deutlich zeigen, daß auch die Cycadeen-Kotyledonen umgebildete Laubblätter sind [4]), was bei anderen, entsprechend ihrer Tätigkeit als Haustorien

---

[1]) MALPIGHI, Opera omnia I, p. 108.

[2]) Kotyledon = Napf, Schüsselchen.

[3]) Bei der Ablösung der Samen vom Fruchtblatt sind die Embryonen noch sehr wenig entwickelt. Wenn man die Samen während der Kotyledonarentwicklung durch Rotation am Klinostaten der einseitigen Schwerkraftswirkung entzieht, sollen sich zwei Kotyledonen entwickeln. Es würde sich also normal um eine sehr merkwürdige „Geotrophie“ handeln — was weiterer Prüfung bedarf. Vgl. A. DORETY, The embryo of Ceratozamia. Bot. Gazette XLV, 1904.

[4]) Es wäre dies um so erwünschter, als die Cycadeen dann ein besonders klares Beispiel dafür abgeben würden, daß alle Blätter der vegetativen Region (ebenso wie bei den Farnen) umgebildete Laubblätter sind. Für die Niederblätter wurde dies schon

nicht mehr hervortritt. Vielleicht ließe sich aber die Ausbildung eines Spreite experimentell herbeiführen, wenn die Embryonen frühzeitig aus dem Samen entfernt und ohne Endosperm weiter gezogen würden. Auch bei Angiospermen könnte man auf diese Weise wohl z. B. bei Leguminosen statt der Kotyledonen Laubblätter erzielen.

Bei den von mir untersuchten Samen von Cycas circinalis wird der Embryo durch die Streckung der Kotyledonarstiele aus der durch Volumzunahme des Endosperms gesprengten Samenschale herausgeschoben (Fig. 1201). An den Kotyledonen war eine kleine, ungegliederte Spreitenanlage (*L* Fig. 1201, *I*) sichtbar. Diese bleibt ganz und gar gegen die Entwicklung des Blattstiels zurück. Das stimmt überein mit dem Verhalten der Niederblätter der Cycadeen, bei denen die Spreitenanlage auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium verkümmert. Solche Niederblätter [1]) folgen bei Cycas auf die Kotyledonen (bei meinen Keimpflanzen waren es etwa 4). Dann erst tritt das erste Laubblatt auf — bei andern Cycadeen dagegen sind die Primärblätter als Laubblätter ausgebildet, nur daß sie weniger Fiedern haben und kleiner sind als die folgenden.

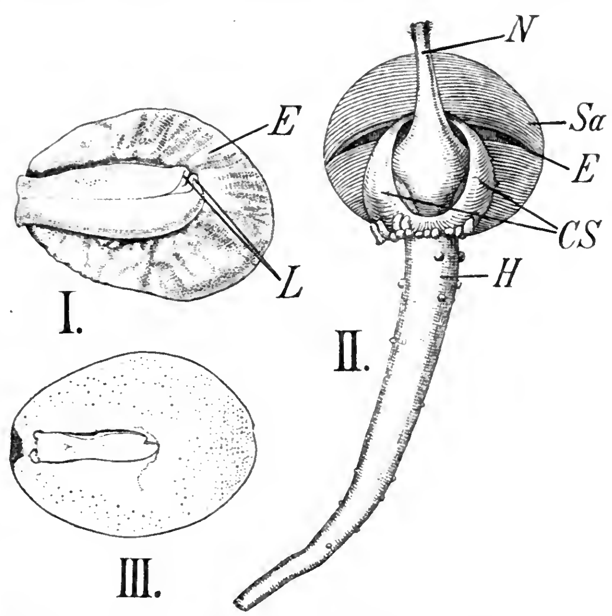


Fig. 1201. Cycas circinalis. *I* Längsschnitt durch den gekeimten Samen (Samenschale entfernt, Hypokotyl abgeschnitten), *L* Spreitenanlage der beiden Kotyledonen, *E* Endosperm. *II* Gekeimter Samen von außen, *H* Hypokotyl, *CS* Stiele der Kotyledonen, *Sa* Samenschale, *N* erstes Blatt (Niederblatt). *III* Längsschnitt durch den ungekeimten Samen (ohne Samenschale).

B. Die Ginkgoaceen (bekanntlich in der jetzt lebenden Flora nur durch Ginkgo biloba vertreten) verhalten sich im wesentlichen wie die Cycadeen, haben also zwei [2]), als Haustorien dienende hypogäische Kotyledonen, denen aber — wenigstens in den gewöhnlichen Fällen — die eigentliche Gabelung der Folgeblätter noch abgeht. Sie sind also ebenso wie die der Cycadeen Hemmungsbildungen.

C. Coniferen. Bei ihnen kommen hypogäische Kotyledonen nur in wenigen Fällen und dann nicht einmal innerhalb einer Gattung konstant

lange nachgewiesen (Goebel, Beitr. für Morphol. und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880, p. 785). Sonstige Umbildungsformen — außer den Kotyledonen und den hier nicht in Betracht kommenden Sporophyllen sind nicht bekannt.

[1]) Das Auftreten von Niederblättern (als Primärblätter) bei der Keimung findet, soweit ich sehen kann, nur bei mit Reservestoffen reich ausgestatteten Samen statt. Aber nicht bei allen. Es ist ja leicht verständlich, daß ein Embryo, dem wenig Reservestoffe zur Verfügung stehen, rasch Assimilationsorgane entwickeln muß.

[2]) Nicht selten auch drei. Vgl. Coulter and Chamberlain, Morphology of Gymnosperms 1910, p. 214.

vor. So hat Araucaria brasiliensis (und Torreya) zwei hypogäische, Ar. excelsa vier epigäische Kotyledonen. Dies Beispiel zeigt zugleich, daß die Zahl der Kotyledonen eine selbst innerhalb einer Gattung schwankende sein kann. Innerhalb der ganzen Gruppe variiert die Zahl von 2—15. Zwei Kotyledonen haben Sciadopitys, Cunninghamia, Sequoia sempervirens, Arthrotaxis, Thuja, Callitris, Widdringtonia, 2—3 Libocedrus, Cryptomeria, 2—5 Cupressus, Juniperus, 3—6 Sequoia gigantea, bei den Pinaceen schwankt die Zahl von 3—15.

Die Frage, ob die Mehrzahl derKotyledonen eine ursprüngliche oder auf eine ursprüngliche Zweizahl zurückführbare sei, ist öfters erörtert worden [1]. T. G. Hill und E. de Fraine sind auf Grund namentlich ihrer anatomischen Untersuchungen und wegen des gelegentlichen Vorkommens gespaltener Kotyledonen der Auffassung, daß die Polykotyledonie von der Dikotyledonie abzuleiten sei, in den meisten Fällen durch Teilung der Kotyledonen. Tatsächlich spricht das häufige Vorkommen von zwei Kotyledonen, ferner die Tatsache, daß deren Zahl auch bei den Dikotylen zuweilen durch Teilung vermehrt werden kann, für die Annahme, daß das Vorhandensein von zwei Kotyledonen das ursprünglichere sei. Aber anatomische Gründe können in keiner Weise diese Meinung stützen — die Leitbündeldifferenzierung ist (wie man gegenüber einem tief eingewurzelten gegenteiligen Glauben nicht oft genug betonen kann) stets eine sekundäre Erscheinung. Die „Spaltung“ [2]) kann auch als teilweise Verwachsung aufgefaßt werden. Es ist auch nicht nötig, durchweg eine Spaltung anzunehmen. Wenn — wie das wahrscheinlich ist — die Kleinblätterigkeit

Fig. 1202. *1—4* Keimung von Welwitschia nach Bower. Bei *1* links das im schraffierten Endosperm steckende Saugorgan, rechts Embryoträger, Hauptwurzel abgeschnitten. *2* Junger Embryo ohne Endosperm. *3* Spitze einer Keimpflanze, zwischen den Kotyledonen 2 junge Laubblätter.

[1]) Vgl. Hill and de Fraine, On the seedling structure of Gymnosperms, 1—4, Annals of botany, Vol. XXII, XXIII, XXIV. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Vgl. auch Györffy in Ber. der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. 39 (1921) p. 123.

der Coniferen eine erst später entstandene ist, ursprünglich also die Blätter und Blattanlagen größer waren als jetzt, so waren drei Fälle möglich. Einmal der, daß der Raum am Embryo nicht in dem Maße abnahm wie die Größe der Blattanlagen. Dann konnten entweder zwei verhältnismäßig große Kotyledonen bleiben, wie bei Araucaria imbricata u. a. oder die Kleinblätterigkeit griff auf die Kotyledonen über, dann konnten an derselben Stelle, wo sonst zwei waren drei und mehr auftreten. Wir haben einen ganz ähnlichen Fall früher für Polygonatum verticillatum (p. 208) kennen gelernt und in Blüten tritt dieser Vorgang gar nicht selten ein. Endlich konnte der Raum am Embryo ebenso abnehmen wie die Größe der Kotyledonaranlagen, dann erhalten wir zwei kleine Kotyledonen wie bei Taxus, Cupressus u. a. Der Leitbündelverlauf aber richtet sich nach den Kotyledonen, nicht umgekehrt.

D. Gnetaceen. Die Gnetaceen haben alle zwei Kotyledonen, die über die Erde treten. Sehr merkwürdig ist, daß bei Welwitschia und Gnetum das Hypokotyl seitlich einen gefäßbündellosen Auswuchs entwickelt (Fig. 1202), der als Saugorgan die im Endosperm enthaltenen Nährstoffe in den Embryo überführt — eine Erscheinung, welche an die bei den Embryonen der Pteridophyten vorhandene erinnert. Dieser Auswuchs ist an dem ruhenden Embryo nicht vorhanden, er entwickelt sich erst bei der Keimung und dann sehr rasch. Wie es scheint, wird sein Auftreten durch die Lage des Embryos bestimmt — er entsteht immer auf dessen Unterseite[1]).

Ein Rückblick auf die Gymnospermen ergibt, daß diese überwiegend mit zwei Kotyledonen ausgerüstet sind. Es liegt nahe, darin das ursprüngliche, in der Polykotyledonie und Monokotyledonie das abgeleitete Verhalten zu sehen. Zu demselben Schlusse führt auch die Betrachtung der Angiospermen.

§ 9. Zahl der Kotyledonen und Anisokotylie bei Dikotylen.

Von der normalen Zweizahl finden Abweichungen nach oben statt, d. h. eine Vermehrung, und nach unten, d. h. eine Verminderung.

a) Sehen wir ab von dem gelegentlichen Auftreten trikotyler Formen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen, so sind hier nur solche Dikotylen anzuführen, die konstant (soweit es Konstanz gibt) mehr als zwei Kotyledonen haben. Genannt sei die Rhizophoracee Bruguiera die 4 Kotyledonen hat (verwandte Gattungen weisen nur 2 auf, es liegt hier wahrscheinlich eine Spaltung vor) und die Proteacee Persoonia, bei der die meisten Arten mehr als 2 Kotyledonen haben.

Ob die Polykotyledonie in diesem Falle nur auf Spaltung zweier Kotyledonaranlagen oder einer Vermehrung ohne Spaltung beruht, bleibt näher festzustellen; vielleicht kommt beides vor. Erstere Annahme wird dadurch nahe gelegt, daß es tatsächlich tief gespaltene Kotyledonen gibt, die als Übergang zu einer vollständigen Teilung betrachtet werden können (vgl. Fig. 104). Eine solche Annahme läßt sich auch dadurch stützen, daß wie p. 105 erwähnt wurde, eine „Spaltung" der Kotyledonen gelegentlich bei Pflanzen auftritt, die gewöhnlich zwei einfache besitzen. Sehen wir doch auch sonst sehr vielfach, daß das, was der einen Pflanze nur als gelegentliche Variante auftritt, bei anderen die Regel bildet.

b) Wie eine Vermehrung kommt auch eine Verminderung der Kotyledonen bei den Dikotylen vor — es bleibt dann natürlich nur Einer übrig; die Embryonen werden dann „pseudomonokotyl".

Dieser Vorgang hat besonderes Interesse auch dadurch, daß er einen

[1]) F. O. Bower, On the germination and histology of the seedling of Welwitschia mirabilis. Journ. of the microsc. Soc., Vol. XXI.

Anhaltspunkt für einen der Vorgänge gibt, durch die man die Monokotyledonie von der Dikotyledonie ableiten kann [1]. Theoretisch ist das auf dreierlei Weise möglich: Entweder es verkümmert ein Kotyledon, oder es verwachsen zwei Kotyledonaranlagen zu einer einzigen oder die beiden Kotyledonen bilden sich ungleich aus und rücken auseinander. Den ersten und den dritten Fall werden wir als die Steigerung eines Verhaltens betrachten können, das mit einer Größenverschiedenheit der beiden Kotyledonen beginnt. Es sind dabei zwei Fälle zu unterscheiden: in dem einen besteht die Ungleichheit der Kotyledonen schon im Samen, im andern tritt sie erst bei der Keimung auffallend hervor [2]. Selbstverständlich wird eine scharfe Trennung dieser Fälle nicht immer möglich sein, es kann auch im zweiten eine schon im Samen merkbare Größenverschiedenheit sich im Laufe des Keimungsvorganges steigern.

c) Anisokotylie [3] im Samen. Die Verschiedenheit beider Kotyledonen tritt bei den einzelnen Pflanzen in verschiedenem Grade hervor. Bei manchen Cruciferen mit gekrümmtem Embryo, dessen Kotyledonen dem Hypokotyl aufliegen ist der äußere Kotyledo, größer als der innere — sonst sind beide gleichgestaltet.

Bei der Nyctaginee Abronia und einigen Urticifloren steigert sich die Ungleichheit bis zur fast vollständigen Verkümmerung des auf der konkaven Seite liegenden Kotyledos. Eine funktionelle Verschiedenheit zwischen großem und kleinem Kotyledon ist hier höchstens derart vorhanden, daß der größere in den extremen Fällen allein noch als erstes Assimilationsblatt dient.

Bei andern Pflanzen sind die ungleichen Kotyledonen aber auch mit verschiedenen Funktionen versehen.

So bei einigen Peperomia-Arten. Während wohl bei den meisten Peperomia-Arten zwei gleiche, ursprünglich als Saugorgane dienende, später über den Boden hervortretende Kotyledonen vorhanden sind (Fig. 1203, *2*), fand Hill bei einigen mit Knollen oder Rhizomen versehenen Arten eine merkwürdige Ungleichheit der Kotyledonen [4]. Der eine bleibt hypogäisch als Saugorgan im Samen stecken und der andere viel größer werdende tritt als Laubblatt über den Boden. Die Verschiedenheit beider Kotyledonen ist schon im Samen bestimmt. So bei P. parvifolia, verruculosa, macrandra u. a. (Fig. 1203, *3—6*).

Vielleicht ist hier eine Korrelation zwischen den beiden Kotyledonen vorhanden: d. h. die Hemmung des einen als Saugorgan dienenden begünstigt die Entwicklung des andern zum Laubblatt. Wenigstens ist eine Korrelation bezüglich der Größe nachgewiesen bei Streptocarpus und Monophyllaea. Man könnte sie auch vermuten für Trapa natans, die zwei sehr ungleich ausgebildete Kotyledonen besitzt. Der große Kotyledon ist die Ablagerungsstätte der Reservestoffe [5] — er bleibt im Samen, während durch die Streckung seines Stieles die Stammknospe samt dem Hypokotyl aus der Fruchtschale herausgeschoben wird. Der Fall ist deshalb von besonderem Interesse, weil

[1] Bei der Ableitung der Monokotylen von den Dikotylen hat man häufig übersehen, daß die Zahl und Ausbildung der Kotyledonen nur Eines der Merkmale ist, durch die sich die beiden Gruppen voneinander unterscheiden, daß man also mit dem Nachweis, daß die Monokotylie von der Dikotylie sich ableiten läßt, noch nicht dasselbe für die Monokotylen erwiesen hat! Vgl. K. Süssenguth, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Beihefte z. Bot. Centralbl. 38 (1919).

[2] Vgl. auch das über die Kotyledonen von Ceratozamia p. 1226 Angeführte.

[3] Der Name rührt her von Fritsch, Die Keimpflanzen der Gesneriaceen. Jena 1904, wo aber die eben gemachte Unterscheidung nicht aufgestellt wird.

[4] A. W. Hill, The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia. Annals of Botany, Vol. XX, 1906.

[5] Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen. Taf. XXIV, Fig. 1, p. 374. Daselbst weitere Literatur.

der große Kotyledon wie der der Monokotylen terminal am Embryo entsteht — wenn der kleine Kotyledon ganz verschwunden wäre, würden wir also eine vollständige Parallele mit der letzteren haben.

Natürlich ließen sich noch andere Beispiele für „Anisokotylie" aufzählen. GAUDICHAUD[1]) nennt z. B. als solche die Urticiflorengattungen Beauvoisia, Albrandia und Antiaris. Doch scheint über deren Verhalten bei der Keimung nichts bekannt zu sein. Den Abbildungen nach scheint bei ihnen wie bei Trapa der eine nach außen gerichtet und stark konvex gebogene Kotyledon zur Ablagerung von Reservestoffen benützt zu werden.

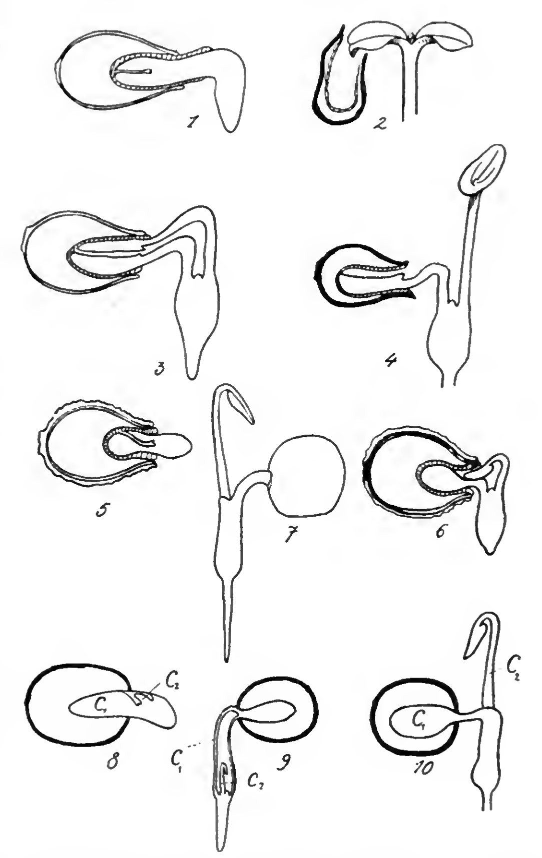


Fig. 1203. *1* u. *2* Keimung von Peperomia pellucida nach JOHNSON (zwei gleiche Kotyledonen). Endosperm in *1—6* schraffiert. *3—4* P. peruviana nach HILL, ungleiche Kotyledonen, einer beibt im Samen stecken, ebenso bei P. parvifolia (*5—6*). *7* Keimpflanze von Arisaema Dracontium nach RIMBACH. (Aus LOTSY, Vorl.)

Die Ursachen für die ungleiche Ausbildung der Kotyledonen sind nicht bekannt — sie können nur experimentell festgestellt werden. Vermutlich sind sie nicht überall dieselben.

Wenn wir bei Cruciferen mit gekrümmtem Embryo, wie Raphanus sativus, Hesperis matronalis u. a. den äußeren Kotyledo etwas größer finden als den inneren, so werden wir das nicht wie LUBBOCK der „Lage des Embryos im Samen" sondern seiner Krümmung zuschreiben, welche eine Förderung der Konvexseite bedingt[2]). Diese tritt am auffallendsten hervor bei Abronia, bei der der auf der Konvexseite stehende Kotyledon wohl entwickelt, der auf der Konkavseite liegende ganz klein ist[3]).

Aber bei geraden Embryonen wie dem vom Trapa kann eine solche Beziehung nicht angenommen werden. Wohl aber ist (wie oben bemerkt) wahrscheinlich, daß zwischen den beiden Kotyledonen eine Korrelation besteht, derart daß die starke Entwicklung des einen die des andern hemmt. Wodurch aber die Förderung des einen Kotyledon bedingt wird, ist ganz unklar, — jedenfalls tritt sie sehr frühzeitig ein.

---

[1]) GAUDICHAUD, Recherches générales sur l'organisation etc. Mémoires pres. à l'ac. roy. des sciences, (1843) Pl. VI, 8, 9, 10.

[2]) Vgl. p. 427. Eine „biologische" Bedeutung der Größenverschiedenheit ist sehr unwahrscheinlich.

[3]) Ebenso ist die Konvexseite die Plusseite bei Embryonen mit unsymmetrischen Kotyledonen.

d) Im allgemeinen Teile wurde auf das merkwürdige Verhalten einiger Gesneriaceen und Cyrtandreen hingewiesen, von deren Kotyledonen im Verlaufe des Keimungsvorganges der eine beträchtlich größer wird, als der andere [1]).

Bei den in Fig. 261 abgebildeten Fällen — und wahrscheinlich gehören auch die „unifoliaten" Streptocarpus-Arten und Monophyllaea (Fig. 366) dazu — handelt es sich (wie p. 259 nachgewiesen wurde) um ein Übergreifen der Anisophyllie der Pflanze auf die Keimblätter. Aber welches von beiden das größere werden soll, ist offenbar nicht im voraus bestimmt. Entfernt man das, welches stärker zu wachsen beginnt, frühzeitig, so kann das sonst klein bleibende Keimblatt stark heranwachsen. Ob damit auch die +Seite des Keimlings von Streptocarpus Holstii und Klugia ceylanica verschoben werden kann, ist nicht untersucht.

Mit Bezug auf spätere Erörterungen namentlich die über den Grasembryo ist bemerkenswert, daß bei Streptocarpus und Klugia die beiden ungleichen Kotyledonen durch ein Internodium voneinander getrennt sind, wie das auch z. B. bei Sterculia-Keimlingen eintritt. Man könnte dies Internodium, welches eine ungewöhnliche Bildung darstellt, mit einem besonderen Namen als „Mesokotyl" bezeichnen — weil es zwischen den beiden Kotyledonen liegt. Übrigens ist ein „Knoten", an dem zwei Blätter stehen, schließlich — da die Blätter wohl kaum je auf ganz gleicher Höhe stehen — nichts anderes als ein kurz gebliebenes, gehemmtes Internodium. Es ist also nicht zu verwundern, wenn es zuweilen sich auch wirklich ausbildet.

e) Verwachsung von zwei Kotyledonen zu einem.

Wir sahen, daß durch Verkümmerung eines Kotyledons bei Dikotylen „pseudomonokotyle" Embryonen entstehen können, daß aber auch eine Verwachsung zweier Kotyledonen zu demselben Ergebnis führen kann. Nur ist sie viel schwieriger nachzuweisen. Doch macht K. Suessenguth durch vergleichende Untersuchungen wahrscheinlich, daß die Pseudomonokotylie der Embryonen an Dikotylen wie Ranunculus Ficaria, Corydalis cava, C. solida, Pinguicula vulgaris u. a. aus zwei an je einem Rande verschmolzenen Kotyledonen hervorgegangen ist — eine Anschauung, welche auch auf die Monokotylen selbst ausgedehnt werden kann.

Darauf wird bei der Besprechung der Embryoentwicklung zurückzukommen sein. Hier war nur darauf hinzuweisen, daß das Prinzip der Mannigfaltigkeit auch bei einem sonst so „konstanten" Merkmal, wie der Zahl der Kotyledonen bei den Dikotylen, nicht Halt macht.

Die biologischen Beziehungen, welche man zum Verständnis der „Pseudomonokotylie" geltend gemacht hat, reichen zu deren „Erklärung" wohl kaum aus. Gewiß ist es von Bedeutung, daß die genannten Corydalis-Arten (andere haben dikotyle Embryonen) ebenso wie Carum bulbocastanum, Erigenia bulbosa und Ranunculus Ficaria „geophile" Pflanzen sind, deren Kotyledonarstiel die Stammknospe bei der Keimung in den Boden schiebt, und deren Kotyledonen dann im ersten Jahre die einzigen Assimilationsorgane sind. Aber wie das die einseitige Verschmelzung der Kotyledonen begründen soll, ist um so weniger einzusehen, als Pinguicula z. B. nicht geophil, aber auch „synkotyl" ist. Es liegt derzeit keinerlei Beweis für die Auffassung der Synkotylie als einer Anpassungserscheinung vor.

[1]) Die Angabe Pischinger's, daß die Kotyledonen von Monophyllaea schon von vornherein, d. h. innerhalb des Samens ungleich sein, trifft nicht zu.

§ 10. Asymmetrische Kotyledonen.

Solche finden sich bei einer Anzahl Geraniaceen (Geranium pratense, cicutarium, Robertianum), Papilionaceen und Polygoneen. Es sind hier zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder — und das ist die Mehrzahl — liegen die Plusseiten der Kotyledonen alle auf Einer Seite oder bei beiden entgegengesetzt (so bei Polygonum Fagopyrum, emarginatum u. a.). Im ersteren Falle handelt es sich wie bei den im Allgemeinen Teile (p. 256 ff.) besprochenen um einen Zusammenhang der Symmetrie der Kotyledonen mit der Gesamtsymmetrie der Embryonen. Deren Sproßachse hat auch eine Plusseite, welcher die der Kotyledonen zugekehrt ist (Fig. 1204). LUBBOCK[1]) wollte die Asymmetrie der Kotyledonen auf

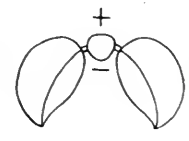


Fig. 1204. Schema des Querschnitts einer Keimpflanze mit asymmetrischen Kotyledonen (diese von der Fläche gesehen). Die größere Hälfte der letzteren ist der Plusseite, die kleinere der Minusseite der Sproßachse zugekehrt. Erstere ist bei gekeimten Embryonen die konvexe.

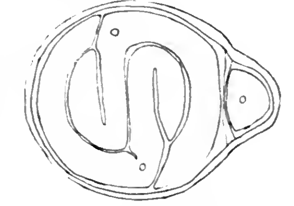


Fig. 1204 A. Querschnitt durch einen Samen von Geranium pretense. Rechts das Hypokotyl, links die beiden Kotyledonen getroffen. Der Mittelnerv ist angedeutet. Die kleinere Hälfte jedes Kotyledons ist die innere.

deren Ineinanderfaltung zurückführen. Die kleinere Hälfte sei die innere. Daß das aber lediglich eine Folge der Ungleichheit nicht deren Ursache sein kann, geht aus HEGELMAIER's entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen[2]) hervor. Auf den Zusammenhang der Blattasymmetrie mit der gesamten Sproßsymmetrie wurde in diesen wie in anderen Fällen vom Verf. hingewiesen. Bei Polygonum aber handelt es sich bei den Kotyledonen um dieselbe Asymmetrie des Aufbaues, wie er für die Laubblätter von Costus nachgewiesen wurde, d. h. um eine spirotrophe.

§ 11. Gestaltung der Kotyledonen.

Hier sind folgende Fragen zu erörtern: 1. Sind die Kotyledonen als eigenartig ausgebildete Laubblätter zu betrachten oder als Organe „sui generis". 2. In welcher Beziehung steht ihre Gestalt zu ihrer Funktion? Die erste Frage ist nach wie vor dahin zu beantworten, daß die Kotyledonen der Samenpflanzen ebenso wie die der Pteridophyten umgebildete Laubblätter sind, die aber — selbst wenn sie wie bei den epigäischen Kotyledonen noch Laubblattfunktionen ausüben — vielfach eine Hemmung in ihrer Entwicklung erfahren haben, und dadurch von der Gestalt der ersten Laubblätter meist mehr oder weniger abweichen.

Da über den vor Jahren eingeführten Begriff Hemmungsbildung noch Unklarheiten zu bestehen scheinen, so sei folgendes erwähnt. Eine Hemmung entsteht, wenn ein Organ, das einen Formwechsel durchläuft, dessen einzelne auffallendere Schritte wir mit *a*, *b*, *c*, *d*, bezeichnen können, etwa bei *b* oder *c* stehen bleibt. Das bezieht sich auf die Gestalt. Es kann z. B. an einem Blatte die Bildung der Blattzähne unterbleiben, oder die des Blattstieles, oder die Gliederung der Blattspreite. Selbstverständlich kann das Organ, da es

[1]) LUBBOCK, A contrib. to our knowledge of seedlings (1892).

[2]) F. HEGELMAIER, Über konvolutive Kotyledonen. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. 17 (1899), p. 121. Derselbe, Die Orientierung des Keimes in Angiospermensamen. Bot. Zeitung 1895 p. 143.

auf der Stufe, in der die Hemmung des embryonalen Wachstums eintritt, noch sich vergrößern kann, und oft eine andere anatomische Ausbildung erhält, im fertigen Zustand anders aussehen als das, welches auch die Stadien *c* und *d* durchlaufen hat. Die Hauptsache ist, daß ursprünglich die Fähigkeit, die ganze Reihe *a*, *b*, *c*, *d* zu durchlaufen, auch bei dem gehemmten Organ vorhanden war. Aber die Hemmung, welche das verhindert, kann, wie uns zahlreiche Beispiele zeigen, eine labile oder eine stabile sein. Die Hemmung ist vielfach nicht auf die Kotyledonen beschränkt, sondern findet sich auch bei den auf diesen folgenden ersten („Primär"-)Blättern.

Als Beispiel sei die Keimpflanze von Sesbania aegyptiaca genannt. Es ist ohne weiteres klar, daß die Gestaltung der Kotyledonen *co* mit der des ersten Primärblattes *P* der Hauptsache nach übereinstimmt. Ebenso daß *P* einer Blattanlage entspricht, bei welcher das Auftreten von Seitenfiedern, die in *B* vorhanden sind (spätere Blätter sind doppelt gefiedert) unterblieben ist. Die Blattanlage hat sich aber nicht nur vergrößert, sondern weicht auch in ihrer Gestalt von dem Blatt *B* ab. Bei diesem kommt es nicht zur Bildung einer Endfieder, und die ursprüngliche Blattanlage entwickelt sich zur Blattspindel, während das Primärblatt der ganzen gehemmten Blattanlage entspricht. Wenn man das eine „Metamorphose" nennen will, so mag man das tun. Mir scheint die Hauptsache, d. h. der vor allem wichtige Vorgang zu sein, daß *P* (und ebenso die Kotyledonen) gegenüber *B* eine Hemmungsbildung darstellen, ebenso wie *B* gegenüber den späteren (viel weniger gegliederten) Blättern. Ich halte es auch für durchaus wahrscheinlich, daß es durch Beeinflussung der Ernährungsverhältnisse gelingen wird, die Blattanlage, die normal zu *B* geworden wäre, zu veranlassen, sich zur Form *P* auszubilden. Es sei dafür auf früher Mitgeteiltes verwiesen (vgl. p. 379—387).

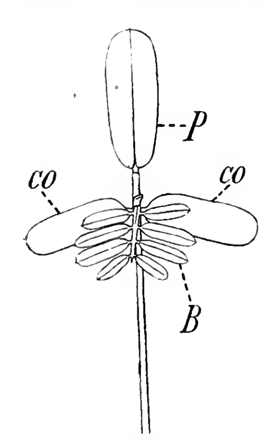


Fig. 1205. Sesbania aegyptiaca, Keimpflanze. *co* Kotyledonen, *P* Primärblatt, *B* erstes einfach gefiedertes Laubblatt.

Die Hemmung in der Ausbildung der Kotyledonen kann sich auch in ihrer geringeren Größe aussprechen.

Auffallend klein sind die Kotyledonen an den Keimpflanzen mancher Kakteen [1]) (z. B. Mamillaria-Arten, Anhalonium, Echinocactus. Andere, wie Cereus-Arten, Phyllocactus, Opuntia haben bei weitem größere. Es mag die geringe Entwicklung der Kotyledonen damit im Zusammenhang stehen, daß das Hypokotyl bei der Keimung als Wasserbehälter anschwillt und die Weiterentwicklung der Kotyledonen korrelativ beeinflußt. Doch liegt für diese Vermutung kein experimenteller Beweis vor. Es ist auch möglich, daß dieselbe Hemmung, welche die übrigen Blattanlagen betrifft, schon auf die Kotyledonen sich erstreckt — daß diese also „autonom" stattfindet. Es ist auch bei anderen Sukkulenten die Regel, daß die Keimpflanzen frühzeitig Wasser speichern. Bei Aloe, Gasteria u. a. geschieht das in den Kotyledonarscheiden, welche fleischig anschwellen. Übrigens ist die Gestaltung stark von äußeren Umständen abhängig — bei Wachstumshemmung kann das Hypokotyl fast kugelig werden [2]).

[1]) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen. Ganong, Contrib. to the knowledge of the morph. and ecology of the Cactaceae. Ann. of botany II, 1898.

[2]) Vgl. B. Jönsson, Die ersten Entwicklungsstadien der Keimpflanzen bei den Sukkulenten. Lunds Universitets Arsskrift, Bd. 38, Afd. 2, Lund 1902.

§ 12. Die Beziehungen der Gestalt der Kotyledonen zu ihrer Funktion.

Die Kotyledonen wurden oben als in ihrer Entwicklung gehemmte und umgebildete Laubblätter bezeichnet. Es fragt sich, ob ihre Gestalt in irgendwelcher Beziehung zu ihrer Funktion steht, und wie sie zustande gekommen ist.

Als Funktion der Kotyledonen läßt sich folgendes angeben:

1. Schutz für die Stammknospe (nicht nur während der Samenruhe, sondern vielfach auch während der Keimung [Fig. 1206]).

Dahin gehört auch die Ausbildung langer Kotyledonarscheiden bei manchen Pflanzen, in deren Grund die Stammknospe sitzt, es soll darauf hier nicht näher eingegangen werden. Dagegen werden die vielfach merkwürdigen Verhältnisse der monokotylen Embryonen unten zu schildern sein.

2. In manchen Fällen dienen sie als Reservestoffbehälter.

3. Als Saugapparate zur Entleerung des Endosperms (vgl. oben).

Daß dabei die Kotyledonen erheblich gegenüber den sich frei entfaltenden verändert werden können, geht schon aus dem über Cycas Gesagten hervor. Von Dikotylen sei als Beispiel die Gattung Rhizophora angeführt, deren Kotyledonen zu einem zapfenförmigen Körper verwachsen sind.

Solche nur als Haustorien dienenden Kotyledonen bleiben selbstverständlich im Samen stecken. Doch kommt es auch vor, daß die Kotyledonen sich, ehe sie das Endosperm verarbeitet haben, entfalten, und einen Teil davon mitnehmen — sei es daß das Endosperm nur fest anhaftet oder daß eine festere Verbindung durch Auswachsen von Zellen stattfindet. So fand ich es vor Jahren in Java bei einer Sterculia (Fig. 1204), deren Kotyledonen häufig durch ein Internodium getrennt sind.

4. Namentlich bei einigen Monokotylen (z. B. Phoenix), deren Kotyledonen positiv geotropisch sind, tragen die Kotyledonen bei der Keimung dazu bei, den Keimling tiefer in die Erde zu versenken.

Es kann also nicht verwundern, wenn auch die Gestalt dieser Kotyledonen vielfach von der typischen Laubblätter abweicht.

Oft aber tritt ihre Übereinstimmung mit diesen ohne weiteres deutlich hervor [1]).

Bei anderen Samenpflanzen sind die Kotyledonen mit den Laubblättern durch Übergangsformen verbunden.

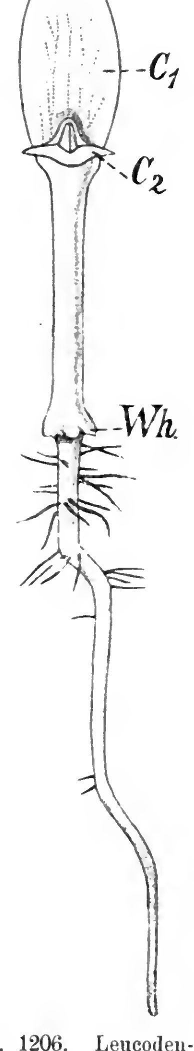


Fig. 1206. Leucodendrum argenteum. Keimpflanze in nat. Gr. Ein Kotyledon C_2 ist entfernt, man sieht, wie die Stammknospe in einer nischenförmigen Vertiefung der Kotyledonarbasis eingebettet liegt. *Wh* „Wurzelhals“ (Grenze zwischen hypokotylem Gliede und Wurzel).

[1]) Von einzelnen Botanikern wurden die Kotyledonen nicht als Blattorgane, sondern als „Thallomlappen“ usw. bezeichnet. Es ist nicht notwendig darauf näher einzugehen.

So ist der einzige Kotyledon von Cyclamen den Laubblättern gleich gestaltet (Fig. 1208), ebenso verhalten sich Utricularia, Pinguicula, Viscum, Spergula, auch die unten zu erwähnenden Monokotylen mit endospermlosen Samen zeigen im wesentlichen das gleiche Verhalten. Bei manchen Pflanzen (knollenbesitzende Corydalis-Arten, Carum bulbocastanum, Bunium, petraeum, Aconitum Anthora u. a.) sind die Kotyledonen im ersten Lebensjahr der Keimpflanze sogar die einzigen Assimilationsorgane. Meist freilich sind sie rasch vergänglich. Bei manchen Pflanzen sind sie schon nach wenigen Wochen verwelkt (Claytonia perfoliata, Nolana atriplicifolia u. a.). Es ist leicht verständlich, daß derartige kurzlebige Blätter einfacher gestaltet und gebaut sein können als die „typischen" Laubblätter. Bei einigen einjährigen Pflanzen [1]) können sie sich übrigens auch bis zur Blütezeit erhalten (Adonis aestivalis, Fumaria officinalis, Veronica hederifolia, Melampyrum pratense, Urtica urens, Euphorbia helioscopia), aber sie sind durch ihre Stellung an der Basis der Pflanze für die Assimilation in sehr ungünstiger Lage und kommen dafür wohl kaum in Betracht.

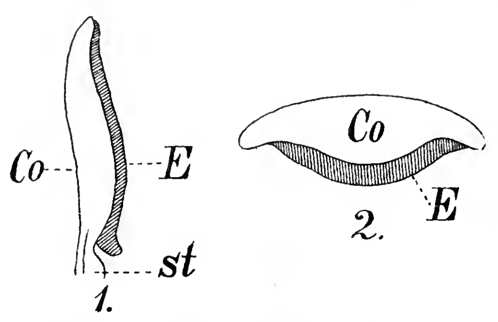


Fig. 1207. Sterculia sp. Buitenzorg 1886. *1* Längsschnitt, *2* Querschnitt durch einen Kotyledon *Co*. Das ihm außen anhängende Endosperm ist schraffiert. *st* Stiel des Kotyledon.

Bei dem Kleinbleiben der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber sind offenbar manchmal Korrelationen (vgl. p. 177 ff.) wirksam. Wir sehen, daß die Kotyledonen bei den Pflanzen am größten werden (Streptocarpus etc.), bei welchen der zwischen den Kotyledonen sonst vorhandene Hauptsproß unterdrückt wird, und auch sonst fiel mir auf, daß, wo die Kotyledonen besonders laubblattartig sich ausbilden, sie der Entwicklung der Stammknospe vorauseilen. Auch läßt sich — wenigstens in manchen Fällen — durch Entfernung der letzteren eine Vergrößerung der Kotyledonen dem gewöhnlichen Verhalten gegenüber erzielen. Die einfachere Gestaltung der epigäischen Kotyledonen ist so (auch in biologischer Beziehung) leicht verständlich. Von epigäischen zu hypogäischen Kotyledonen aber gibt es Übergänge, und schon die Tatsache, daß von den Arten einer Gattung die einen epigäische, die anderen hypogäische Kotyledonen haben können, z. B. Rhamnus frangula und Rh. cathartica, Mercurialis perennis und M. annua, zeigt uns, daß die hypogäischen Kotyledonen die Funktion als Assimilationsorgane zu dienen erst später, in Verbindung mit der Ablagerung von Reservestoffen verloren haben.

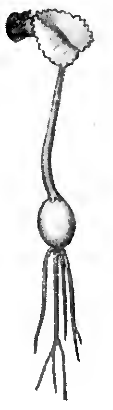


Fig. 1208. Keimpflanze von Cyclamen persicum. Der Kotyledon dient mit seiner Spitze als Saugapparat, das hypokotyle Glied ist zu einem Knöllchen angeschwollen. Vergr.

Die Einfachheit der Gestaltung der Kotyledonen den Laubblättern

[1]) Vgl. Winkler, Über die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Verh. des botan. Ver. der Prov. Brandenburg, XVI, p. 16.

gegenüber aber betrachten wir als eine Hemmungserscheinung[1]), ebenso wie bei den Pteridophyten. Diese Hemmung ist meist eine dauernde, in manchen Fällen, wie an Beispielen zu zeigen sein wird, aber nur eine zeitweilige. Die letzteren Fälle sind besonders interessant, weil sie auch auf die ersteren Licht werfen und direkt den Übergang der Kotyledonen zu den Laubblättern vermitteln.

Es lassen sich, wenn man eine größere Anzahl von Keimlingen vergleicht, alle Übergangsformen zwischen den Kotyledonen und den Laubblättern auffinden. Manche Kotyledonen erfahren bei der Keimung nur

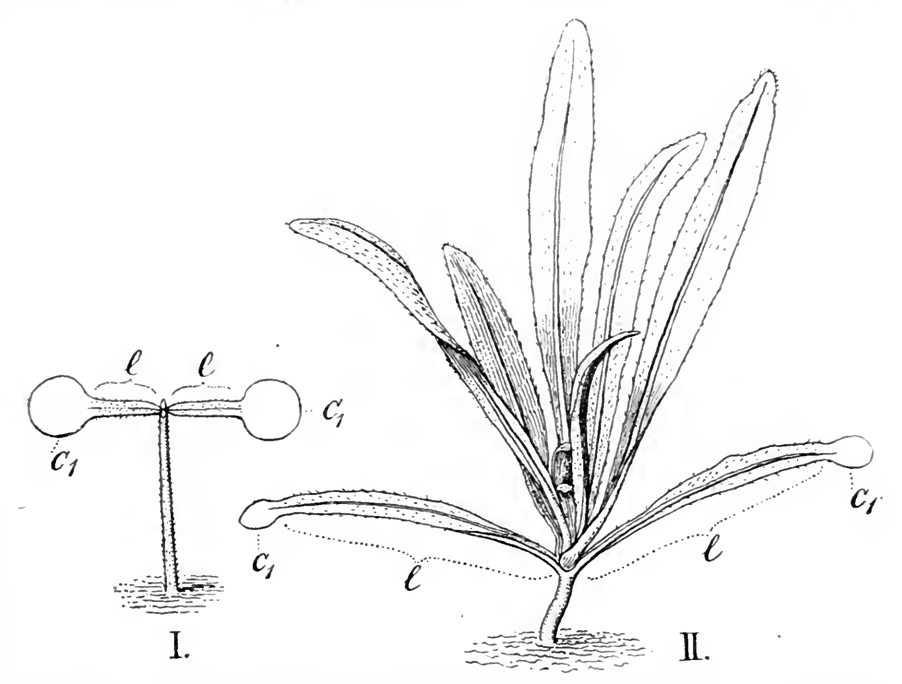


Fig. 1209. Oenothera bistorta. Keimpflanzen (nach LUBBOCK). c_1, c_1 der ursprüngliche Kotyledon; l das später zugewachsene Stück.

eine Vergrößerung (vgl. z. B. Ampelopsis, p. 354), andere eine Gestaltveränderung, die in extremen Fällen, wie dem von Streptocarpus-Arten und Monophyllaea (Fig. 366) dazu führt, daß der eine Kotyledon zu einem mächtigen, oft über 30 cm langen Laubblatte heranwächst, während er bei der Keimung nur eine Länge von etwa $^1/_2$ mm besaß. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß dies durch „interkalares" Wachstum geschieht.

Als besonders lehrreich seien die Onagrariaceen angeführt.

In dieser Familie[2]) finden wir ein verschiedenes Verhalten der Kotyledonen: die einen Formen zeigen die gewöhnliche Ausbildung, klein bleibende ganzrandige, nur mit ganz schwacher Nervatur versehene Keimblätter, bei anderen dagegen erfahren die Kotyledonen, ähnlich wie bei

---

[1]) A. WAGNER (Entwicklungsänderungen an Keimpflanzen. Denkschrift. der Wiener Ak. 94, 1918) bekämpfte diese Auffassung mit unzureichenden Gründen, auf welche deshalb nicht näher eingegangen werden soll. Im übrigen bestätigen seine Angaben das in der 1. Auflage d. B. Mitgeteilte.

[2]) Vgl. LUBBOCK, A contribution to our knowledge of seedlings, Vol. I, p. 553 ff.

Streptocarpus, nach der Keimung eine interkalare Weiterentwicklung. Es wird den Kotyledonen sozusagen ein Stück Laubblatt hinzugefügt, das dann an der Spitze den ursprünglichen Kotyledon trägt.

Als Beispiele für den ersten Fall seien genannt: Epilobium angustifolium, Oenothera pumila, glauca, rosea; für den zweiten (der natürlich in verschiedenem Grade die Weiterentwicklung der Kotyledonen zeigen kann) Clarkia pulchella, Oenothera stricta, bistorta, macrantha u. a.

Oenothera bistorta sei als Beispiel angeführt. Nach der Keimung sind die Kotyledonen sitzend, sie haben nur wenige lange Drüsenhaare, namentlich an ihrer Basis. 6 Tage nachher hat sich diese Basis stielähnlich gestreckt. Fig. 1209 *I* zeigt einen Keimling, der 8 Tage alt ist, die eigentlichen „Kotyledonen“ sind etwas in die Fläche gewachsen, sonst aber unverändert; der neu hinzugewachsene Teil unter ihnen wird, wie Fig. 1209 *II* zeigt, später zu einer schmalen, mit einer deutlichen Mittelrippe und einem kurzen Blattstiel versehenen Blattfläche, die sich von den Primärblättern eigentlich nur durch den an ihrer Spitze sitzenden ursprünglichen „Kotyledon“ unterscheidet. Oenothera zeigt also innerhalb einer Gattung teils d a u e r n d e, teils nur z e i t w e i l i g e Hemmung der Kotyledonarentwicklung und läßt uns nicht darüber im Zweifel, wie wir uns die einfachere Ausbildung der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber zu denken haben. Man könnte die ersteren mit den unten zu erwähnenden „Vorläuferspitzen“ mancher Laubblätter vergleichen. Daß die Hemmung gegenüber den Laubblättern in verschiedener Weise auftreten kann — in Gestalt, Umriß, Nervatur, anatomischem Bau, ist selbstverständlich. Wenn z. B. an einem gezähnten Blatte die Spreitenentwicklung stark gehemmt wird, werden die Blattzähne viel mehr hervortreten als bei einem mit stark entwickelter Spreite versehenen. So kann man sich z. B. die eigenartige Gestalt der Kotyledonen von Tilia zustandegekommen denken (Fig. 1210).

§ 13. **Bedingungen für die Gestaltung der Kotyledonen.**

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß zunächst die Einschachtelung der Kotyledonen in den Samen, außerdem auch Korrelationsverhältnisse in Betracht kommen.

Dem Wachstum des Embryos ist eine Schranke gesetzt durch das des Embryosackes, in den er eingeschlossen ist. Die Entwicklungsgeschichte der Samen zeigt, daß letzteres das Primäre, das Embryonalwachstum das Sekundäre ist, und es liegt deshalb zunächst die Frage nahe, i n w i e w e i t d i e G e s t a l t d e r K o t y l e d o n e n a b h ä n g i g i s t v o n d e n R a u m v e r h ä l t n i s s e n i n n e r h a l b d e s S a m e n s?

Hierüber liegen verhältnismäßig nur wenige Untersuchungen vor. Hofmeister hat zuerst (Handb. der physiologischen Botanik, I, p. 620) die Frage aufgeworfen, in welcher Beziehung die L a g e des Embryos zu den Raumverhältnissen im Embryosack stehe. Von den fertigen Verhältnissen ausgehend, hat dann Lubbock (a. a. O., I, p. 8ff.) die Gestalt der Kotyledonen zu den Raumverhältnissen in Beziehung gebracht, er ist dabei zu Vermutungen gekommen, die nur durch entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Untersuchungen auf eine sichere Basis gestellt werden könnten. Auch ist z. B. bei den Caryophylleen der Unterschied von Endosperm und Perisperm übersehen: die Gestaltung des letzteren kann auf die des Embryos keinen direkten Einfluß ausüben. Es soll unten aus Lubbock's Darstellung das Wichtigste hervorgehoben werden.

Im Anschluß an das im allgemeinen Teil (p. 426) Bemerkte sei hervorgehoben, daß man von vornherein geneigt sein wird, den Raumverhältnissen einen nur untergeordneten Einfluß zuzuschreiben. Es ist dasselbe Verhalten wie bei der Knospenlage der Blätter. Für diese wird hervorzuheben sein, daß sie der Hauptsache nach beruht auf der (aus „inneren Gründen“) verschiedenen Verteilung des embryonalen Wachstums der Blattanlagen und daß die Raumverhältnisse nur in wenigen Fällen, z. B. bei den Blattknospen von Rheum und den Blütenknospen von Papaver, die „zerknitterte“ Knospenlage bedingen. So kann es auch kaum einem Zweifel unterliegen, daß die sonderbare Oberflächenbeschaffenheit der Kotyledonen von Juglans regia und Pterocarpus dadurch zustande kommt, daß die einzige Samenanlage beim Heranwachsen zum Samen sozusagen einen Ausguß der nach innen vorspringenden Auswüchse der Fruchtknotenwand darstellt. Ebenso kann die Krümmung der Embryonen vieler Samen mit den Raumverhältnissen im Embryosack in Beziehung stehen. Aber das Ausschlaggebende wird doch auch hier die Wachstumsverteilung im Embryo selbst sein.

Damit stimmen auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Hegelmaier überein. Sie zeigen z. B. bei den Geraniaceen, deren Kotyledonen eingerollt sind, daß die Einrollung der (früh schon asymmetrisch werdenden) Keimblätter zu einer Zeit beginnt, wo der Embryo noch frei innerhalb des Embryosackes liegt, also keiner Druckwirkung ausgesetzt ist. Auch die asymmetrische Ausbildung der Kotyledonen kann nicht auf Druckwirkung zurückgeführt werden. Sie ist, wie oben ausgeführt wurde, durch die Gesamtsymmetrie des Embryos bedingt und findet sich meist nur bei dorsiventralen Embryonen (worauf früher nicht geachtet wurde). Ob die Dorsiventralität dieser Embryonen eine vererbte oder während der Entwicklung erworbene ist, bleibt zu entscheiden.

Auch für die experimentelle Untersuchung liegen Anfänge vor. Es handelt sich dabei darum, den Embryo von einem möglichst frühen Zeitpunkt ab außerhalb des Embryosackes auf künstlichem Nährsubstrat zu kultivieren. Das geschah durch Hannig [1]). Es ergab sich dabei, daß die Embryonen von Cruciferen sich ohne Ruheperiode weiterentwickeln können, die bei der normalen Entwicklung eintretende Ruheperiode ist also eine induzierte, keine „autonome“. Die Kotyledonen haben die Fähigkeit, wenn sie bei jungen Embryonen verletzt werden, an ihrer Basis nachzuwachsen, was zum Vergleich mit dem von den Onagrariaceen angeführten Verhalten angeführt werden mag. — Bei Keimpflanzen ist diese Regenerationsfähigkeit offenbar nicht mehr vorhanden. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß man an solchen Embryonen auch ohne Verletzung die Gestaltungsverhältnisse der Kotyledonen durch besondere Regelung der Ernährung tiefgreifend beeinflussen, d. h. die sonst eintretende und dann bleibende Entwicklungshemmung aufheben kann.

Die Einkrümmung der Cruciferenembryonen und die definitive Lagerung der Kotyledonen führt Hannig auf mechanische Ursachen, namentlich die Raumverhältnisse im Embryosack zurück. Für die Krümmung scheint mir der Beweis nicht erbracht. Gewiß bleiben die Embryonen, die außerhalb des Embryosacks weiter kultiviert werden, gerade. Aber wenn sie innerhalb des Embryosackes sich krümmen, so kann das auch auf der auf Vorder- und Rückseite des Embryos ungleichmäßigen Ernährung be-

[1]) E. Hannig, Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen I. Bot. Zeitung 1904, II. Ibid. 1906, III, 1907.

ruhen — Raumverhältnisse kommen dann erst in zweiter Linie in Betracht.

Nach LUBBOCK's Vermutung würden durch Raumverhältnisse im Embryosack auch bedingt sein:

1. Schmale und breite Kotyledonen. In manchen Fällen entsprechen die schmalen Kotyledonen genau der Form des Embryosackes (z. B. Platanus, Chenopodiaceen, die breiten desgleichen (Ruellia, Phaseolus, Quercus usw.). Indes trifft dies nicht überall zu, und LUBBOCK bringt z. B. bei Galium saccharatum die Schmalheit der Kotyledonen damit in Zusammenhang, daß sie in dieser Form leichter aus der harten Testa herausgezogen werden können, was natürlich keine kausale Erklärung ist, ebensowenig als die Übereinstimmung der Form der Kotyledonen mit den Raumverhältnissen im Embryosack beweist, daß die letzteren für erstere bedingend sind.

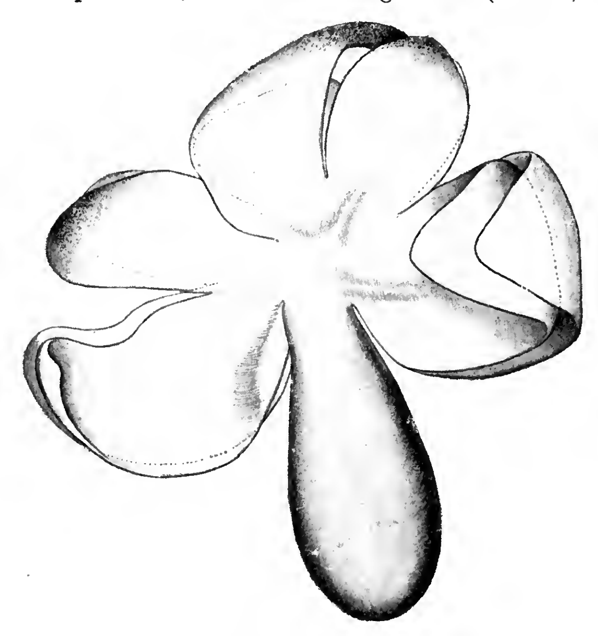


Fig. 1210. Tilia parvifolia. Embryo aus dem Samen frei präpariert. 15 fach vergr.

2. Gelappte und ausgebuchtete Kotyledonen. Die Ausbuchtung der Kotyledonen an ihrem vorderen Ende entspricht in einigen Fällen (Quercus, Impatiens, Urtica) einer Verdickung der Samen- (resp. Frucht)schale. Bei manchen Cruciferen (Raphanus, Sinapis) erleichtert die terminale Ausbuchtung der Kotyledonen ihre Einfaltung [betreffs Convolvulus u. a. vgl. LUBBOCK a. a. O.], ebenso soll die Lappung der Kotyledonen von Tilia (Fig. 1210) ihre Einbiegung im Samen erleichtern. Es kommt hier wohl auch in Betracht, daß durch die Lappenbildung die aufsaugende Wirkung der Kotyledonen als Haustorien erleichtert wird. Sie haben das ziemlich harte Endosperm aufzulösen und die in diesem enthaltenen Stoffe in den Embryo überzuführen. Daß in der Tat die Zerteilung der Kotyledonen mit ihrer Haustorialfunktion in Beziehung stehen kann, zeigt in deutlicher Weise Myristica fragrans [1]). Das Endosperm ist hier bekanntlich „ruminiert“, d. h. durch Einstülpungen der Samenschale braun marmoriert. Die Kotyledonen des während der Samenruhe ziemlich kleinen Embryos vergrößern sich bei der Keimung bedeutend und zerteilen sich (den Einbuchtungen der Samenschale entsprechend). Frei präparierte Kotyledonen erscheinen kraus gelappt, die einzelnen mit Spitzenwachstum versehenen Lappen waren in das Endosperm eingedrungen. Hier steht die erst bei der Keimung eintretende Lappung der Kotyledonen also in deutlichster Beziehung zu den Raumverhältnissen, zu ihrer Tätigkeit als Sauggorgane. Ähnliche Fälle werden von Monokotylen zu berichten sein.

[1]) Vgl. TSCHIRCH, Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX, p. 143 ff.

§ 14. Kotyledonarbildung bei Monokotylen[1]).

Die einfachsten Fälle der Kotyledonargestaltung treffen wir bei Embryonen endospermloser Monokotylen.

Es gliedert sich das Blatt der Monokotylen gewöhnlich nur in Spreite und Scheide, und diese Gliederung treffen wir auch bei den Kotyledonen an. So bei Juncagineen, Butomeen, Alismaceen. Der Kotyledon ergrünt und weicht in Gestalt und Bau nicht wesentlich von den ersten Laubblättern ab, wenngleich die anatomische Gliederung meist eine einfachere ist[2]). Die Scheide liegt wie bei den gewöhnlichen Blättern in der Fortsetzung der Spreite.

Diese Ausbildungsstufe des Kotyledon können wir als die erste und primitivste bezeichnen[3]). Wir unterscheiden am Kotyledon die Spreite und die Scheide, welche die wenig entwickelte Stammknospe einschließt.

Von dieser unterscheidet sich die zweite durch die Entwicklung der Scheide. Es haben sich nicht nur die Seitenteile der Spreite entwickelt, sondern es ist, ähnlich wie bei manchen „Axillarstipeln" und der Ligularbildung, ein Auswuchs auf der Oberseite der Blattanlage hinzugekommen und auch an ihrer Basis hat sich die rings herumgreifende Scheide zu einem Auswuchs erhoben, so daß ein vom Kotyledo schief nach oben gerichteter Ringwall die Stammknospe umgibt.

Auf der nächsten Stufe sehen wir die Scheide noch mehr entwickelt und vom Kotyledon weiter abgerückt, der gewissermaßen wie ihr Anhängsel erscheint.

Diese drei Stufen hängen einerseits mit der Größe zusammen, welche die Stammknospe vor oder während der Keimung erreicht, andererseits mit den Veränderungen, welche der Kotyledon durchmacht, indem er, seine Blattnatur mehr und mehr einbüßend, schließlich ganz zum Saugorgan wird und so zwar nicht morphologisch, aber seiner Leistung nach das Saugorgan des Gnetum- und Weltwitschia-Embryos ersetzt. Die stärkere Entwicklung, welche der Kotyledon als Saugorgan schon im Samen erreicht, wird zusammenhängen einerseits mit der Ausgiebigkeit der Endospermentwicklung, andererseits mit der relativen Geschwindigkelt, mit der die Keimungsvorgänge sich abspielen. Daß dabei die Kotyledonarscheide außer der schützenden auch noch andere Funktionen übernimmt, wird aus den unten mitzuteilenden Beispielen hervorgehen. Zwischen den unterschiedenen Typen finden sich mancherlei Übergangsstufen.

Wir betrachten zunächst Fälle, in denen der epigäische Kotyledon ergrünt, also sich dem Verhalten endospermloser Samen im wesentlichen anschließt, nur daß seine Spitze als Saugorgan funktioniert. Dies kann in verschiedenem Grade geschehen, zeitweilig oder dauernd.

Bei Dracaena (Fig. 1211) bleibt das Ende des Kotyledon als Saugorgan im Samen stecken, ergrünt dann aber, wenn es sich von der Samenschale befreit hat, freilich weniger intensiv als der übrige Kotyledon (von welchem es auch anatomisch verschieden ist). Ähnlich verhalten sich andere Liliaceen (Allium, Hyacinthus), ferner Agave u. a. Eigentümlich

---

[1]) Vgl. z. B. Klebs, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Keimung. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, herausgeg. von Pfeffer, 1. Bd., p. 536 ff. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Anatomische Details finden sich z. B. in der Abhandlung von Schlickum: Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotyledonen. Bibliotheca botanica, Heft 30.

[3]) So auch aufgefaßt bei Klebs a. a. O., Tschirch, a. a. O. Čelakovský, Über die Homologieen des Grasembryos. Bot. Zeitung, 1897, p. 141 ff.

ist der in Fig. 1212 abgebildete, leider eine unbestimmte Monokotyle betreffende Fall [1]). Hier wird nicht mehr der ganze Kotyledon zum Laubblatt, sein oberer Teil, dessen Spitze als Saugorgan funktioniert, bleibt dünn, fadenförmig und vertrocknet später, während der untere Teil zu einem (annähernd zylindrischen) Laubblatte wird, dessen verhältnismäßig kurze Scheide die Stammknospe einschließt. Auffallend ist, daß an der knieförmigen Biegung der bleibende Teil des Kotyledon über den fadenförmigen, vergänglichen etwas hinaus gewachsen ist; dieses zunächst als eine Art Bohrorgan dienende Stück bildet später die „Spitze“ des Kotyledon und der fadenförmige Teil erscheint infolgedessen seitlich angesetzt.

Bei hypogäischen Kotyledonen ist (abgesehen von der zum Haustorium anschwellenden Spitze) die ganze Kotyledonarspreite nicht selten zu einem solchen fadenförmigen Gebilde entwickelt; sie dient hauptsächlich als Leitbahn

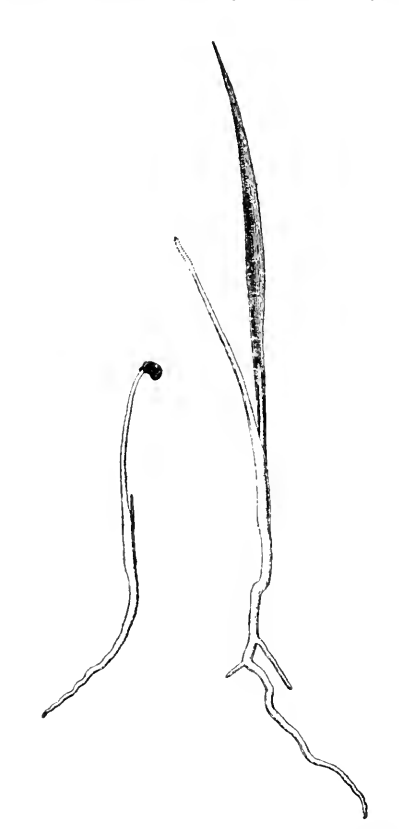


Fig. 1211. Keimpflanzen von Dracaena indivisa. Nat. Gr. Der obere Teil des Kotyledon, welcher als Haustorium dient und nach der Befreiung von der Samenschale nicht oder wenig ergrünt, ist in der älteren Keimpflanze rechts durch punktierte Umgrenzung kenntlich gemacht.

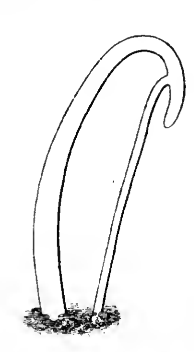


Fig. 1212. Keimpflanze, wahrscheinlich von Allium sp. Nur der Kotyledon ist über den Boden getreten, er ist in zwei Teile differenziert; einen bleibenden, dickeren grünen unteren und einen (scheinbar) seitlich entspringenden dünneren oberen.

für die von dem Haustorium aufgenommenen Stoffe, abgesehen davon, daß sie durch ihre starke Verlängerung auch für die Lagenveränderung der Keimpflanze mitwirkt. Es ist dann also der Kotyledon in drei Teile verschiedener Gestalt und verschiedener Leistung differenziert: 1. das Haustorium, 2. das Zwischenstück [2]) oder Mittelstück, 3. die Scheide.

Diese Teile treten z. B. bei der in Fig. 1213 *III* abgebildeten Keimpflanze von Tradescantia virginica deutlich hervor. Das Haustorium ist in der Samenschale verborgen, *M* ist das Mittelstück, *S* die Kotyledonar-

[1]) Es dürfte sich um eine Allium-Art handeln.

[2]) Diesen Namen hat Klebs angewendet; ich sehe keinen Grund, ihn durch den später von Schlickum vorgeschlagenen Ausdruck „Leiter“ zu ersetzen.

scheide. Diese ist aber während der Keimung bedeutend herangewachsen, sie hat sich über ihre Ansatzstelle an das Mittelstück hinaus verlängert, dient als Bohrorgan und schützt die Stammknospe während des Durchtritts durch den Boden. Später wird sie gesprengt. Der Vorgang der Scheidenentwicklung wird ohne weiteres klar, wenn wir jüngere Embryonen betrachten. Im ruhenden Samen (Fig. 1213 *I*) setzt sich die die Stammknospe umfassende Kotyledonarscheide (*S* Fig. 1213 *I*) noch deutlich an den Kotyledon an. In dem jungen, in Fig. 1213 *II* abgebildeten Keimling ist sie ein wenig über ihre Ansatzstelle an den Kotyledon, dessen mittlerer Teil sich zum Mittelstück verlängert hat, hinausgewachsen, sie richtet sich — offenbar negativ geotropisch — nach oben und hat sich in Fig. 1213 *III* bedeutend verlängert.

In einigen Fällen entspricht die Gestalt des als Saugorgan dienenden Kotyledo deutlich den Raumverhältnissen im Samen. So bei Alpinia nutans [1]), wo er zweilappig ist (es ragen zwei Fortsätze in das sichelförmige Endosperm hinein), und bei Areca Catechu, wo der Kotyledon, ähnlich wie bei Myristica, den „Falten" des „ruminierten" Endosperms [2]) entsprechend bei der Keimung vielfach zerteilt wird. Es bilden sich an zahlreichen Stellen am Kotyledon lappenförmige Auswüchse, die zwischen die Falten eindringen.

Fig. 1213. Tradescantia virginica, Keimling 6 mal vergr. (*I* und *II* nach Gravis, *III* Original). *Cot* Kotyledon, *S* Kotyledonarscheide, *M* Mittelstück des Kotyledon, *L* erstes Laubblatt, *W* erste Wurzel, *H* Hypokotyl. Das Endosperm ist in *II* durch Punktierung angedeutet.

Die Entwicklung der Scheide in der in der oben gegebenen Übersicht angedeuteten Richtung läßt sich besonders bei den Cyperaceen

[1]) Tschirsch a. a. O.
[2]) Vgl. den Abschnitt über Samenentwicklung.

in lehrreicher Weise verfolgen: bei den einen erfolgt sie, wie bei Tradescantia, erst während der Keimung, bei den anderen schon innerhalb des Samens am Embryo.

Für den ersten Fall sei Carex angeführt. Der Embryo liegt an der Basis des Endosperms. Er ist umgeben (Fig. 1214) von der (hier mehrschichtigen) Kleberschicht des Endosperms und grenzt mit der flach gewölbten Spitze seines kreiselförmigen Kotyledons an den stärkeführenden umfangreicheren Teil des Endosperms. Die Gestalt des Kotyledon ist nach seiner Lage und seiner Funktion als Saugorgan (der obere Teil schwillt bei der Keimung noch an) leicht verständlich. Die Stammknospe ist eingeschlossen von der Kotyledonarscheide (*s*, *s*), deren enger Spalt fast ganz geschlossen ist. Diese Scheide entwickelt sich bei der Keimung beträchtlich. Sie dient offenbar, wie bei den Gräsern, der Stammknospe als schützende Umhüllung während des Durchbrechens durch den Boden, später wird sie durch die sich weiter entwickelnden ersten Blätter an der Spitze gesprengt. Die Basis des Kotyledons (oberhalb der Scheide) entwickelt sich zu einem (hier sehr kurzen) „Zwischenstück“. Eigentümlich und für die Deutung der Organbildung am Grasembryo wichtig ist namentlich die Tatsache, daß auch zwischen der Anheftungsstelle der Scheide und der des „Zwischenstückes“ am Keimling ein Stück eingeschoben erscheint, so daß also Scheide und Kotyledon scheinbar durch ein Internodium voneinander getrennt sind. Dieses Stück ist aber weder das Hypokotyl noch ein Internodium, sondern ein stark verlängerter

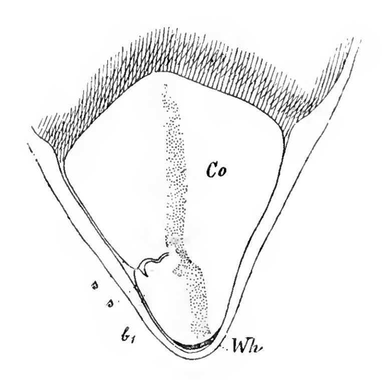


Fig. 1214. Carex Grayana. Längsschnitt durch den basalen, den Embryo enthaltenden Teil des Endosperms. Der Embryo ist umgeben von der Kleberschicht des Endosperms. Der stärkeführende Teil des letzteren (nur ein kleines Stück davon ist wiedergegeben) ist durch Schraffierung angedeutet. *Co* Kotyledon, b_1 erstes Blatt, *s* Kotyledonarscheide, *Wh* Haube der etwas schief gerichteten ersten Wurzel.

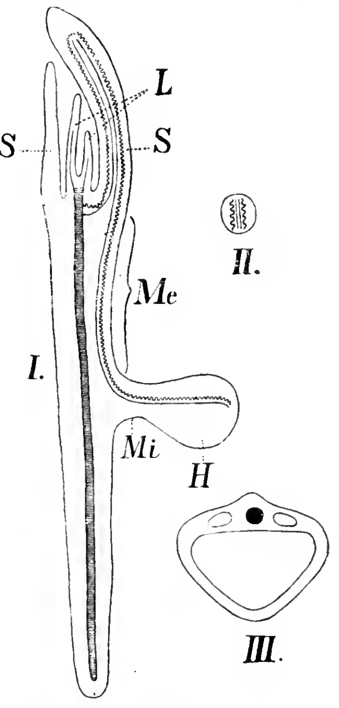


Fig. 1215. Keimung von Carex, schematisch. *I* Längsschnitt durch eine Keimpflanze; *Mi* Mittelstück des Kotyledons, *Me* Mesokotyl, *S* Kotyledonarscheide, *L* Laubblätter. *II* Querschnitt durch das Leitbündel, die Gefäßteile durch gewellte, die Siebteile durch gerade Linien angedeutet. *III* Querschnitt durch die Kotyledonarscheide, Leitbündel schwarz.

Knoten, welcher 6—10 mm Länge erreichen kann, ČELAKOVSKY (a. a. O. p. 145), hat es als „Mesokotyl" bezeichnet. Es ist gewiß ein ungewöhnlicher Vorgang, daß zwei Teile einer Blattanlage voneinander getrennt werden, so daß sie an verschiedenen Teilen der Sproßachse zu entspringen scheinen, allein der Vorgang läßt sich hier entwicklungsgeschichtlich verfolgen und ist biologisch insofern verständlich, als er das Durchbrechen der Scheide (und damit der von ihr umschlossenen Stammknospe) durch den Boden erleichtert.

Auch die anatomischen Verhältnisse stimmen mit der oben gegebenen Auffassung überein, sie seien nur kurz wiedergegeben (vgl. Fig. 1215)[1]. Das aus dem Kotyledon austretende Leitbündel setzt sich nicht direkt an den Gefäßbündelzylinder des Mesokotyls an, sondern verläuft in der Rinde des Mesokotyls nach oben. Auf dem Querschnitt erscheint demzufolge der Gefäßteil dieses Leitbündels (in der schematischen Figur gewellt wiedergegeben) in verkehrter Lage, d. h. nach außen gekehrt. In die Kotyledonarscheide tritt in der Höhe ihres Ansatzes an das Mesokotyl ein Leitbündel ein mit normaler Orientierung. Es biegt sich an der Scheidenspitze um und steigt durch die Scheide und das Mesokotyl in den Kotyledonarkörper hinab. Auf dem Quer-

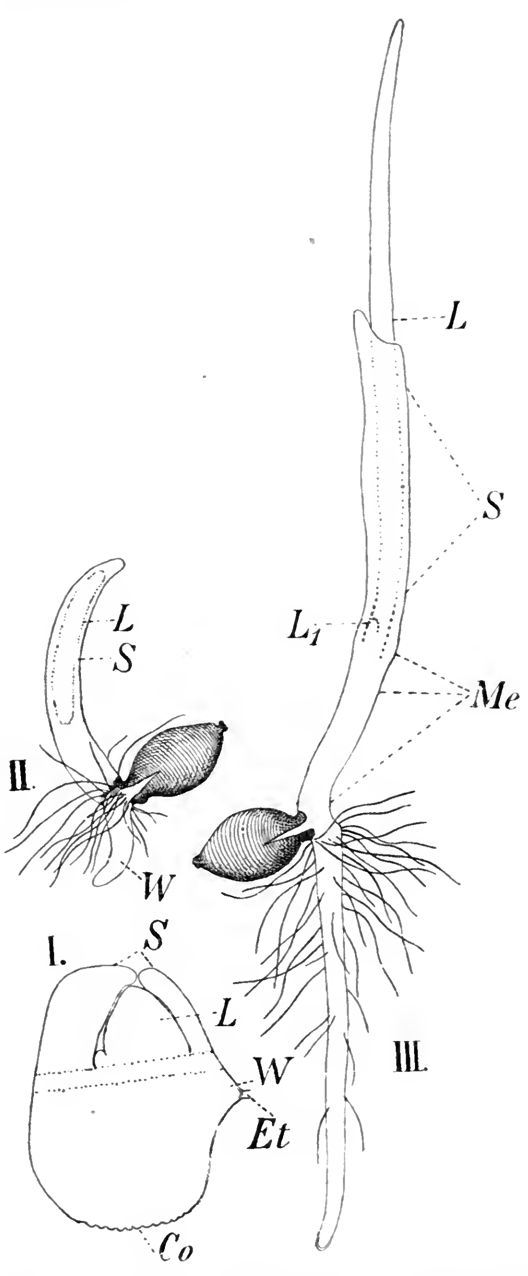


Fig. 1216. Cyperus alternifolius. *I* Längsschnitt durch den Embryo eines Samens. *Co* Kotyledon, *S* Kotyledonarscheide, *L* erstes Laubblatt, *W* Wurzelanlage, welcher der Rest des Embryoträgers *Et* ansitzt. Punktiert ist die Zone, welche zum Mesokotyl auswächst (vergr.). *II* und *III* jüngere und ältere Keimpflanze, beide 20 mal vergr. Die Samenschale sitzt der Keimpflanze an und ist schraffiert, bei *II* ist die Kotyledonarscheide noch nicht durchbrochen, *Me* Mesokotyl, L_1 zweites Laubblatt.

[1]) Vgl. VAN TIEGHEM, Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. Ann. des scienc. nat., 8. Sér. botan. T. 3, 1897, p. 259.

schnitt durch die Scheide (Fig. 1215 *II*) ist scheinbar nur ein Leitbündel vorhanden, dessen Siebröhrenteile einander fast berühren, während die Gefäßteile einander gegenüberliegen. Dieser Leitbündelverlauf zeigt also, daß das in die Kotyledonarscheide eintretende Bündel eigentlich vom Kotyledo kommt und das Mesokotyl gewissermaßen von der Kotyledonarbasis berindet ist.

Von anderen Cyperaceen sei zunächst die Keimung bei Cyperus alternifolius geschildert. Fig. 1216 *I* zeigt einen Längsschnitt durch den Embryo im Samen. Die Wurzel ist nur schwach angedeutet, ihr sitzt noch ein Rest des Embryoträgers an *(Et)*. Der massig entwickelte Kotyledon zeigt an seinem Ende die Zellen schon papillenförmig vorgewölbt, seine Längsachse fällt nicht mehr wie bei Carex annähernd mit der der Wurzel zusammen, sondern macht mit dieser einen rechten

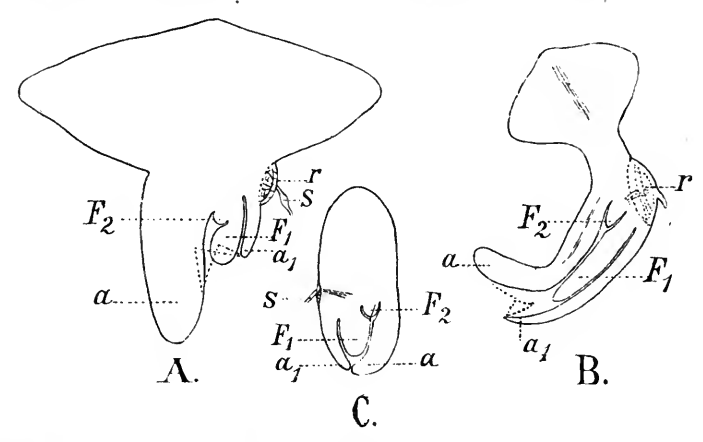


Fig. 1217 (nach DIDRICHSEN). *A* Embryo von Scirpus lacuster ($^{75}/_1$), *a*, a_1 Kotyledonarscheide, F_1, F_2 erste Blätter, *r* Wurzel, *s* Embryoträger. *B* Keimpflanze derselben Art, schwächer vergr. *C* Embryo von Cyperus decompositus im Längsschnitt.

Winkel. Dies beruht auf einer im Verlauf der Embryoentwicklung eingetretenen einseitigen Entwicklung des Kotyledon. Auch die Kotyledonarscheide ist stark ausgebildet, so daß sie die Stammknospe rings vollständig umhüllt und nur gegenüber der Spitze des ersten Laubblattes mit einer engen Spalte nach außen sich öffnet. Wie der junge Keimling Fig. 1216 *II* zeigt, entwickelt sich bei der Keimung die Scheide zunächst mächtig und die Verlängerung der in Fig. 1216 *I* durch punktierte Linien angedeuteten Insertionszone bildet das „Mesokotyl". Dies trägt dazu bei, die Stammknospe über die Erde zu heben, wo dann schließlich die Kotyledonarscheide an der Spitze durchbrochen wird (Fig. 1216 *III*).

Von den Cyperaceen, deren Kotyledonarscheide schon innerhalb des Samens stark entwickelt ist, sei Scirpus lacuster als Beispiel angeführt. Im allgemeinen können wir wohl sagen, daß die Kotyledonarscheide schon im Samen um so mehr entwickelt sein wird, je früher und mächtiger sie sich bei der Keimung entwickelt. Bei Scirpus ist das in hohem Maße der Fall, sie ergrünt sogar an der Spitze und bildet dort scheinbar eine zweite Spreite (der ersten entspricht der hypogäische, zum Saugorgan umgebildete Kotyledon). Ihre starke Entwicklung im Samen hat zu Mißverständnissen Veranlassung gegeben. Der in Fig. 1216 mit *a* bezeichnete Teil

ist von den meisten Autoren als „Radicula“ (+ hypokotyles Glied) aufgefaßt worden. Die Wurzel befindet sich aber nicht hier. Sie ist, wie bei anderen ähnlich sich verhaltenden Cyperaceen, in seitliche Lage verschoben[1]), was andeutungsweise auch schon bei dem in Fig. 1214 abgebildeten Carex-Embryo der Fall ist. Der breit-schildförmige Kotyledon liegt der Stammknospe bei Scirpus scheinbar gegenüber. Daß bei der Keimung zunächst letztere sowie die Kotyledonarscheide sich entwickelt, zeigt Fig. 1217 *B*. Damit steht, wie schon betont, auch die starke Entwicklung der Kotyledonarscheide schon v o r der Keimung in Beziehung. Wenn man solche Embryonen wie die in Fig. 1216 und 1217 abgebildeten nur im fertigen Zustand betrachtet, könnte man den „Kotyledon“ (*Co* Fig. 1216 *I*) auch als einen seitlichen Auswuchs des Hypokotyls betrachten, wie wir einen solchen z. B. bei Zostera antrafen. Die Kotylodonarscheide *S* Fig. 1216 *I* würde dann den Kotyledon darstellen. Entwicklungsgeschichte und Vergleich zeigen aber, daß das nicht zutrifft, sondern die oben gegebene Auffassung die richtige ist.

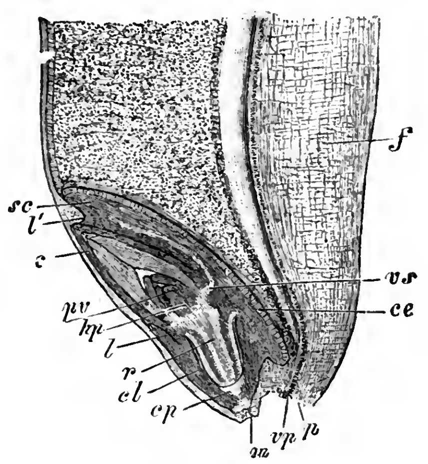


Fig. 1218. Medianer Längsschnitt durch den Basalteil eines Weizenkorns. Links unten der Embryo mit dem Scutellum *sc*, *l'* Ligula, *vs* Gefäßbündel des Scutellums, *ce* sein Cylinderepithel, *c* Scheidenteil des Kotyledon, *pv* Stammvegetationskegel, *hp* Hypokotyl, *l* Epiblast, *r* Radicula, *cl* Wurzelscheide, *m* Austrittsstelle der Radicula, *p* Fruchtstiel, *vp* Gefäßbündel desselben, *p* Seitenwandung der Furche. Vergr. 14. Nach Strasburger.

Solche Fälle leiten uns über zur Erörterung der viel besprochenen und viel umstrittenen Organbildung am Embryo der Gräser. Denn wie gezeigt werden soll, treffen wir hier den zuletzt erwähnten Cyperaceen gegenüber nichts Neues.

Sehen wir uns zunächst die tatsächlichen Verhältnisse an[2]): Fig. 1218 stellt einen Längsschnitt durch den basalen Teil eines Weizenkorns dar. Der Embryo liegt an der Basis des Endosperms[3]). Er kehrt dem Endosperm einen breiten, schildförmigen Teil zu, der seit Gärtner als Scutellum bezeichnet wird. Es dient als Saugorgan und bleibt bei der Keimung im Samen stecken. Ihm gegenüber liegt eine kleine, gefäßbündellose Schuppe, der Epiblast (*l*), und darauf folgt ein bis auf eine enge Spalte geschlossenes, scheidenförmiges Blatt, welches bei der Keimung über den Boden tritt, aber nicht ergrünt: die „Coleoptile“ (oder Keimblattscheide). Die endogen angelegte Hauptwurzel (*r*), welche bei der Keimung das als „Coleorrhiza“ (*ch*) erscheinende peripherische Gewebe durchbricht, bedarf keiner weiteren Besprechung. Erwähnt sei nur, daß ein Hypokotyl (abgesehen von der Coleorrhiza oder Wurzelscheide) (*hp*) bei den Gräsern kaum zur Ausbildung kommt, da es fast ganz zur Anlegung der Wurzel aufgebraucht wird.

[1]) Diedrichsen, Om Cyperaceens Kim. Botanisk Tidsskrift, 1894 und 1897.

[2]) Am eingehendsten sind diese geschildert bei E. Bruns, Der Grasembryo. Flora, 76. Bd. (Ergänzungsband zu Jahrg. 1892), p. 1 ff. Daselbst auch die ältere Literatur.

[3]) Van Tieghem's Angabe (Morphologie de l'embryon etc., a. a. O. p. 260), daß der Embryo vollständig von der äußersten Endospermschicht (der Kleberschicht) eingehüllt sei, finde ich für Triticum vulgare z. B. nicht zutreffend.

Die morphologischen Deutungen der Organe des Embryos lassen sich in folgende Gruppen bringen:

1. Der Kotyledon wird nicht als Blattorgan betrachtet. Sehen wir ab von der ganz unhaltbaren NAEGELI'schen Bezeichnung der Kotyledonen als Thallomlappen, so haben HOFMEISTER und andere das Scutellum als Auswuchs der Achse des Keimlings betrachtet. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber deutlich, daß das Scutellum terminal am Embryo entsteht, wie bei anderen Monokotylen der Kotyledon (Fig. 1222).

2. Das Scutellum ist der Kotyledon, der ihm gegenüberliegende, aber nicht bei allen Gräsern vorhandene Epiblast ist ein verkümmertes, zweites Blatt, die „Scheide" (Coleoptile) das dritte.

3. Scutellum und „Coleoptile" bilden zusammen den Kotyledon, der Epiblast ist kein Blatt.

Für die unter 2 angeführte Auffassung sprechen namentlich folgende Gründe.

a) Zwischen der Coleoptile und dem Scutellum ist bei manchen Gräsern ein stark entwickeltes „Internodium" vorhanden.

b) In der Achsel der Coleoptile findet sich bei manchen Formen eine Achselknospe.

c) Der basale Teil des Scutellums ist bei manchen Grasembryonen (Oryza, Fig. 1221, *V*, Leersia u. a. Fig. 1221 *I*) entwickelt, wie der Scheidenteil der Laubblätter mancher Monokotylen. es wäre deshalb auffallend, wenn in der Coleoptile noch eine zweite Scheidenbildung vorhanden wäre [1]).

Die dritte Auffassung dagegen würde die Organbildung am Grasembryo in Übereinstimmung mit der der oben besprochenen Monokotylen bringen, sie hat aus vergleichenden Gründen also von vornherein große Wahrscheinlichkeit für sich.

Zunächst seien die Verhältnisse bei der Keimpflanze und ihre funktionelle Bedeutung ins Auge gefaßt. Fig. 1219 *A* gibt die Abbildung einer Keimpflanze von Zea Mais von vorne gesehen. Sie hat eine Hauptwurzel (*H*) und zwei (hier zufällig nach aufwärts gerichtete) Nebenwurzeln (*N*) entwickelt. Die Stammknospe ist noch von der „Coleoptile" (*S*) umhüllt, die später an ihrer Spitze von den sich entfaltenden Blättern gespalten wird, der Anfang dazu ist schon gemacht. Wir sehen auf dem Querschnitt (Fig. 1220), daß schon eine größere Anzahl von Blättern vorhanden ist, die dünner sind als die Coleoptile, und sich von ihr — die nur zwei Leitbündel erhält — schon durch die größere Anzahl von Blattnerven unterscheiden. Die „Coleoptile", die sich auch durch den Mangel an Chlorophyll [2]) auffällig von den Laubblättern abhebt, besitzt zwar kein Sklerenchym, aber ihr stark turgescierendes Gewebe befähigt sie, die Stammknospe beim Durchbrechen durch den Boden schützend zu umhüllen, ihr gewissermaßen den Weg zu bahnen, und den interkalar wachsenden Blättern und Sproßknoten zunächst den nötigen Halt zu geben. Diese Coleoptile sitzt auf dem (auch äußerlich als kleine Anschwellung hervor-

[1]) Diese Gründe waren auch für mich, zur Zeit der Entstehung der BRUNS'schen Arbeit, maßgebend. Der vergleichende Standpunkt scheint mir aber um so mehr berechtigt, als sich gezeigt hat, daß auch der Blütenbau der Gräser von dem der „typischen" Monotokotylen sich ableitet. Es ist also von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Embryogestaltung nicht vereinzelt dasteht, sondern sich der der übrigen Monokotylen anschließt. Was gegen die unter 3 angeführte Auffassung seit Erscheinen der 1. Aufl. vorgebracht wurde, fällt so wenig ins Gewicht, daß es hier nicht erwähnt zu werden braucht.

[2]) Sie kann übrigens, wenn die Keimung bei Lichtzutritt vor sich geht bei manchen Gräsern auch, wenngleich nicht sehr stark, ergrünen.

tretenden) Knoten *K*, unterhald dessen ein Internodium (*Me*) sich befindet, das negativ geotropisch ist. Man sieht ferner das Scutellum (*Sc*) sich deutlich an der Oberfläche der Frucht (*F*) abheben, bei *G* ist die „Coleorrhiza“. Die anatomischen Verhältnisse sprechen hier scheinbar dafür, daß Scutellum und Coleoptile selbständige Blätter sind. Das Scutellum erhält an seiner Ansatzstelle an das „Internodium“ (ein sich im Scutellum verzweigendes) Leitbündel, die Coleoptile deren zwei, die vom Knoten *K* abgehen. Das „Internodium“ *Me* zeigt freilich einen anderen Bau als die späteren Internodien, es hat nicht wie diese über den Querschnitt zerstreute Leitbündel, sondern einen von der Endodermis umschlossenen Leitbündelzylinder. Bei anderen Gräsern liegen dagegen auch in anatomischer Beziehung die Verhältnisse denen von Carex entsprechend.

In Fig. 1221 *II* ist ein Längsschnitt durch den Embryo von Zizania aquatica abgebildet. Es ist hier schon im Samen eine Struktur vorhanden, die sich offenbar an die bei der Keimung von Carex geschilderten Verhältnisse anschließt. Wir sehen zwischen Coleoptile und Scutellum

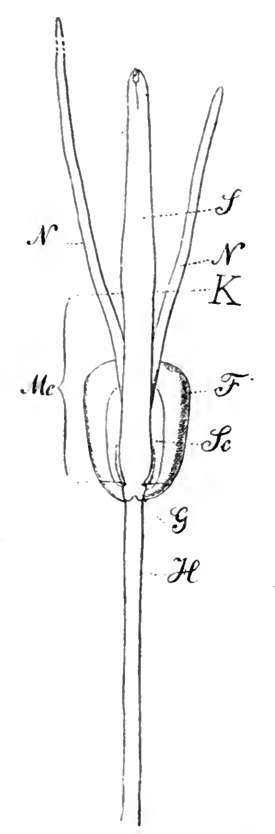


Fig. 1219. Zea Mais, Keimpflanze, ca. 1½ mal vergr. *H* Hauptwurzel, *G* „Coleorrhiza“, *Sc* Scutellum, *F* Frucht, *Me* Mesokotyl, *K* erster Knoten, *S* Kotyledonarscheide (Coleoptile), *N* Nebenwurzeln.

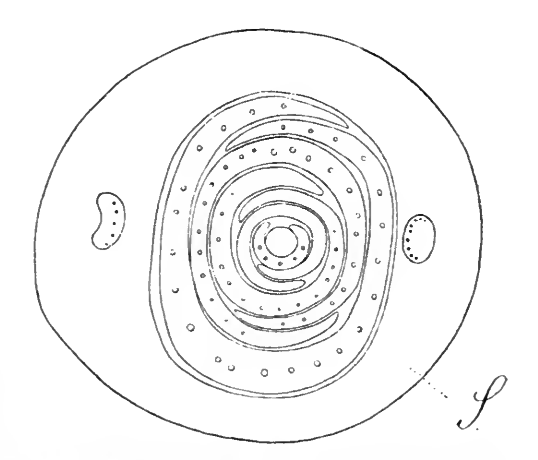


Fig. 1220. Querschnitt durch die Knospe einer Keimpflanze von Zea Mais. *S* Kotyledonarscheide.

ein „Mesokotyl“ entwickelt. In diesem verlaufen zwei Gefäßstränge (*p*, *p*), von denen der eine den Leitbündelzylinder des Mesokotyls darstellt. Der andere stammt aus dem Scutellum, läuft im Mesokotyl nach oben[1]), gibt dort zwei Zweige ab, welche in die Coleoptile gehen, und setzt sich mit dem Mesokotylbündel in Verbindung. Ebenso ist es bei Oryza sativa, Phalaris canariensis und in anderen Fällen. Wo kein Mesokotyl vorhanden ist, sind die Verhältnisse des Leitbündelverlaufes wesentlich die-

[1]) Er kehrt dementsprechend seinen Gefäßteil nach außen, seinen Siebteil nach innen, was der normalen Orientierung (aber nur scheinbar) widerspricht.

selben, d. h. Scutellum und Scheide stehen miteinander in direkter Verbindung, die Coleoptilbündel können als Zweige des in das Scutellum eintretenden betrachtet werden. Wenn die Coleoptile sich stark streckt, erhalten wir die bei Zizania angeführten Verhältnisse. Das Mesokotyl ist wie bei Carex kein Internodium, sondern ein Knoten. Wo wie bei Zea die anatomischen Verhältnisse abweichen, fragt es sich, ob das nicht nur scheinbar der Fall ist. Aber auch wenn wirklich hier anatomische Gründe (auf die, weil sie hier von Bedeutung sind, ausnahmsweise eingegangen wurde) nicht geltend gemacht werden könnte, so kann man doch eine andere Deutung als bei den übrigen Gräsern nicht wohl annehmen.

Fig. 1221. *I* Berchtholdia bromoides, Außenansicht des Embryos, *sc* Scutellum, *cs* scheidenförmige Basis (= Ligularbildung) desselben, *k* Coleoptile ($^{44}/_{1}$). *II* Zizania aquatica, Längsschnitt des Embryos, *e* Epiblast. *III* Embryo derselben Pflanze (nach Schlickum). *IV* Querschnitt, welcher das Scutellum, das Mesokotyl (*i*, mit den Gefäßbündeln *p*), den Epiblast (*e*) getroffen hat. *V* Fast reifer Embryo von Oryza sativa in Flächenansicht ($^{22}/_{1}$). (*I, II, IV, V* nach Bruns.)

Die Entwicklungsgeschichte kann bei den eigenartigen Verhältnissen, wie sie bei Embryonen sich finden, zwar nicht in dem Maße von Bedeutung sein, wie sonst, immerhin widerspricht sie nicht der Auffassung, daß die Coleoptile ein der „Kotyledonarscheide“ bzw. der Ligula entsprechender Auswuchs des Kotyledons, also des Scutellums, ist. In Fig. 1222 ist ein halbreifer Embryo von Hordeum hexastichum dargestellt. Die Coleoptile entsteht an der Basis des Scutellums, greift aber rings herum und ist jetzt eine oben nur durch eine enge Mündung sich öffnende Kuppel, ähnlich der, die in Fig. 1369 für Caltha palustris abgebildet ist. Ähnlich wie diese „Axillarstipel“ dient sie als Knospenschutz, außerdem aber, wie wir gesehen haben, bei der Keimung und ist demgemäß kräftiger entwickelt und gebaut. Daß außerdem der Basalteil des Kotyledons noch vielfach scheidenförmig (Fig. 1221 *I, V*) ausgebildet ist, dürfte ermöglichen, daß die Coleoptile hier eine weitere Funktion mit übernommen hat. Axillarstipeln können auch an der scheidenförmigen Blattbasis stehen. Den bei den Gräsern sonst vorhandenen Ligularbildungen gegenüber wird die Coleoptile früher angelegt und der Ort ihrer Anlegung steht damit in Verbindung, daß der Kotyledon als Saugorgan im Samen bleibt.

Ist die oben wiedergegebene Auffassung richtig, so kann auch der Epiblast kein rudimentäres Blatt sein. Ob wir ihn als Wucherung der

scheidigen Kotyledonarbasis bezeichnen (wozu z. B. das in Fig. 1221 *V* abgebildete Verhalten von Oryza stimmen würde) oder als einen selbständig entspringenden Auswuchs auffassen wollen, scheint mir von keinem großen Belang, jedenfalls deckt er die von der Kotyledonenscheide nach außen offen gelassene Lücke.

Es ist ein Vorteil der oben kurz dargelegten Deutung des Grasembryos, daß damit eine einheitliche Auffassung der Organbildung am monokotylen Embryo erzielt wird. Wir sehen, daß eine Organbildung, die bei manchen Monokotylen bei der Keimung und auch dann nur verhältnismäßig schwach auftritt — ein ligulaartiger Auswuchs der Keimblattscheide — bei den Gräsern als „Coleoptile" schon am ruhenden Embryo eine massige Entwicklung gewinnt.

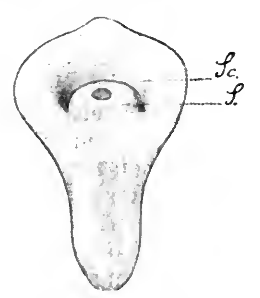


Fig. 1222.
Halbreifer Embryo von Hordeum hexastichum. *Sc* Scutellum, *S* Kotyledonarscheide. (Vergr.)

Die andere Auffassung, daß das Scutellum den Kotyledon darstelle, die Coleoptile ein selbständiges (drittes) Blatt, wäre die einfachste, wenn man n u r die Grasembryonen berücksichtigt, oder beweisen könnte, daß diese in ihrer Ausbildung besondere, von denen der übrigen Monokotylen abweichende Wege eingeschlagen hätten. Das ist aber derzeit nicht nachweisbar. Auch die ihrem Blütenbau nach primitiven Gräser wie Streptochaeta und die Bambuseen zeigen, soweit ihre Embryogestaltung derzeit bekannt ist, keine wesentlichen Abweichungen. Bei beiden bleibt die Coleoptile verhältnismäßig kurz, dann kommen ein oder mehrere Niederblätter, welche die Stammknospe beim Durchtritt durch den Boden umhüllen, also die Funktion ausüben, die sonst der Coleoptile zukommt.

Unter den Bambuseen gibt es solche mit endospermlosem Samen wie Melocanna [1]). Die höchst merkwürdigen Verhältnisse hat STAPF beschrieben. Er faßt als Coleoptile das erste der Niederblätter des Embryo auf. Indes erscheint mir fraglich, ob die Coleoptile hier nicht vielmehr — in Verbindung mit der Viviparie — stark reduziert und durch den von STAPF in Fig. 40 a. a. O. links gezeichneten Fortsatz des Scutellums dargestellt wird [2]).

Wenn bei den „primitiven" Gräsern die Keimblattscheide weniger stark entwickelt ist, als bei den anderen, so gleicht das dem Verhalten des Cyperaceen, bei denen die Weiterentwicklung der Keimblattscheide zum Bohrorgan deutlich verfolgt werden kann. Der stärkeren Entwicklung der Coleoptile entspricht es dann, daß nicht wie bei den Bambuseen Niederblätter als Umhüllung der Keimknospe auftreten.

Der Raum verbietet, die merkwürdige Keimungsgeschichte anderer Monokotylen — von denen die der Phoenix dactylifera und Cocos nucifera oft geschildert worden sind — hier anzuführen. Nur als Kuriosum sei erwähnt, daß ein neuerer Autor behauptet, bei der Palma Nipa fruticans sei die Hauptwurzel in ein Haustorium umgebildet, welches den Embryosack ausfüllt! Daß es sich auch hier (wie bei anderen Palma), um den K o t y l e d o n handelt, wird wohl kaum sonst jemand bezweifeln — selbst wenn KARSTEN [3]) nicht schon

[1]) STAPF a. a. O. (vgl. p. 1220 Anm. 1).

[2]) Auch andere Bambuseen dürften endospermlos sein. So Schizostachyum, bei welchem das, was vor einigen Jahren als „Endosperm" beschrieben wurde, das Scutellum sein dürfte, das „winzige Haustorium" dessen Leitbündel! — Eine vergleichende Entwicklungsgeschichte der Bambuseen-Embryonen wäre sehr erwünscht.

[3]) a. a. O. p. 30.

vor 30 Jahren nachgewiesen hätte, daß das so ist! Übrigens erfolgen die ersten Keimungsstadien (das Herausschieben des Embryos in das Perikarp), schon ehe die Frucht abfällt. — Nipa gehört mit zur „Mangrovevegation", damit stimmt auch das Verhalten ihrer Embryonen überein.

§ 15. Hypokotylauswüchse.

Nur eine merkwürdige Keimungserscheinung sei hier noch genannt — die, daß es bei manchen Pflanzen zur Bildung von Hypokotylauswüchsen kommt, die eigenartige Verhältnisse darbieten.

Zunächst sei bemerkt, daß die Eigenschaften des Hypokotyls auch sonst von denen der übrigen Sproßachsenteile abweichen können.

Ganz abgesehen von den anatomischen Verhältnissen — das Hypokotyl vermittelt den Übergang vom Wurzelbau in den Stammbau — zeigt es bei manchen Pflanzen, daß es dem „embryonalen" Charakter auch im erwachsenen Zustand noch nahesteht dadurch, daß es regenerationsfähiger ist, als ältere Sproßachsen, also „Adventivknospen" bilden kann. Bei Cyclamen ist es sogar imstande, nach Entfernung der Sproßspitze neue Blätter zu bilden [1]) — was sonst nur ein Vegetationspunkt tun kann.

Bei einigen Pflanzen entstehen am Hypokotyl Auswüchse, welche dadurch merkwürdig sind, daß sie Eigenschaften von Wurzeln und von Sprossen besitzen, ohne daß man sie als umgebildete Wurzeln oder Sprosse bezeichnen könnte. Dahin gehören die früher (p. 110 ff.) besprochenen Wurzelträger von Selaginella und die höchst merkwürdigen Knollen mancher Dioscoraceen.

In dieselbe Gruppe möchte ich die Auswüchse stellen, welche bei Balanophoraceen und Hydnoreen aus der bei der Keimung entstandenen außerhalb der Wurzel der Nährpflanze befindlichen Hypokotylknolle entstehen. Auch sie sind — wie die Dioscoraceenknollen und die Selaginellawurzelträger — blattlos und stehen den Sproßachsen näher als den Wurzeln. Sie dienen teils zur Hervorbringung von Blüten, teils zur Bildung neuer Haustorien.

§ 16. Freilebende Blätter und Wurzeln, Lemnaceen.

An den Embryonen sehen wir, daß schon frühzeitig die Vegetationsorgane — Wurzel und Sproß und innerhalb des Sprosses Blätter und Sproßachse als ein einheitliches Ganzes auftreten. Das bleiben sie auch später, soweit nicht durch Verkümmerung einzelne Organe ausfallen. Es ist ja auch ohne weiteres leicht ersichtlich, daß die Wurzeln der gewöhnlichen Pflanzen für die Zufuhr der organischen Substanzen auf die Sprosse angewiesen sind, da sie selbst solche durch Assimilation aus CO_2 und H_2O nicht zu bilden imstande sind. Ebenso hängen die Blätter für die Zufuhr von Wasser und Aschenbestandteilen von den Sproßachsen und schließlich den Wurzeln ab.

Wenn wir uns aber denken, daß eine Wurzel, sei es durch Chlorophyllgehalt, sei es auf andere Weise, selbst sich organische Verbindungen verschaffen kann, oder daß ein Blatt die Fähigkeit, weiter zu wachsen und Aschenbestandteile aufzunehmen, erwirbt, so ist kein Grund vor-

[1]) Goebel, Einleitung in die experim. Morphologie, 1908, p. 205. Boodle, The mode of origin and the vascular supply of the adventitious leaves of Cyclamen, Ann. of bot., Vol. XXXIV, 1920, p. 431. Beiläufig sei bemerkt, daß diese „adventiven" Blätter besonders deutlich zeigen, daß die Organbildung den Leitbündelverlauf bedingt, nicht umgekehrt!

handen, weshalb diese Organe nicht ohne Zusammenhang mit den sonst mit ihnen verknüpften, also „frei" für sich leben sollten. Allgemein bekannt und zugegeben ist ja das Vorkommen wurzelloser Sprosse, die bei einigen freischwimmenden Wasserpflanzen (Salvinia, Ceratophyllum, Wasser-Utricularien usw.) auch bei Landpflanzen bei Übernahme der Wurzelfunktion durch Sproßachsen (Psilotum, Epipogon, Coralliorrhiza) oder Blätter (Genlisea, Polypompholyx, Land-Utricularien) vorkommen. Weniger beachtet ist dagegen das Vorkommen freilebender, d. h. nicht einem Sprosse entspringender Wurzeln.

Wir finden Beispiele dafür bei den Podostemaceen, deren chlorophyllhaltige Wurzeln am Lichte frei weiterwachsen und „adventiv" zahlreiche Sproßanlagen hervorbringen (vgl. p. 1287 ff.). Außerdem gehören hierher wahrscheinlich auch die Wurzeln einiger Saprophyten und Parasiten, die eben durch ihre heterotrophe Lebensweise sozusagen von der Zufuhr organischer Substanzen durch den Sproß unabhängig geworden sind. Bei ersteren ist die saprophytische Lebensweise der Wurzeln offenbar ermöglicht durch die Symbiose mit Pilzen. Tatsächlich sind bei manchen, wie z. B. Monotropa, assimilierende Sprosse gar nicht mehr vorhanden. Es sei auf das über Pirola oben Gesagte verwiesen.

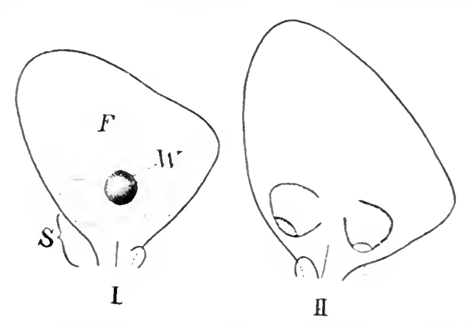


Fig. 1223. Lemna trisulca. Freipräparierte junge Glieder *I* von unten (*W* Wurzelanlage), die zwei Seitenglieder auf der Oberseite durchschimmernd. *F* der oberhalb, *S* der unterhalb der neuen Glieder gelegene Teil des alten Gliedes. Rechts unten ein Nebenglied. *II* Glied von oben. Die beiden Seitenglieder in Taschen eingeschlossen.

Ganz ähnlich ist es auch bei der verwandten, aber keine Laubblätter mehr besitzenden Monotropa. Während die über den Boden tretenden Sprosse nach der Blütezeit absterben, perenniert das Wurzelsystem und läßt in der nächsten Vegetationsperiode wieder neue Blütensprosse hervortreten. Diese selbständig lebenden Wurzelsysteme mit einem besonderen Namen zu bezeichnen, halte ich nicht für erforderlich, denn zweifellos handelt es sich hier um ein in Verbindung mit der saprophytischen Lebensweise stehendes abgeleitetes Verhalten, abgeleitet von dem normalen.

Eine solche Ableitung war auch möglich für die selbständig lebenden Blätter (wenn man sie noch so bezeichnen will), welche wir bei Utricularia kennen gelernt haben (p. 118 ff.). Es ist auch bei dieser Gattung deutlich erkennbar, in welcher Beziehung Ernährungsverhältnisse und Organbildung zueinander stehen.

In der 1. Auflage wurden auch die Vegetationsorgane der Lemnaceen als selbständig (ohne Sproßachse) lebende Blätter betrachtet. Später kam der Verf. zu einer etwas anderen Auffassung [1]).

Bekanntlich sprossen bei Lemna und Spirodela die „Glieder" in Zweizahl auf der Oberseite eines alten Gliedes hervor (Fig. 1223). Daß die Glieder der Hauptsache nach Blattorgane sind, kann wie p. 370 hervorgehoben wurde, nicht bezweifelt werden. Es fragt sich nur, ob der in Fig. 1223 *I* mit *S* bezeichnete Teil einem Blattstiel oder einem Sproßglied entspricht.

[1]) GOEBEL, Zur Organographie der Lemnaceen. Flora 114 (1921), p. 228.

Die Keimungsgeschichte (Fig. 1224) spricht dafür, daß der untere Teil jedes Gliedes dem rudimentär bleibenden Hypokotyl (*H* Fig. 1224 *II*) entspricht — obwohl er sich in Gestalt und Bau nicht von dem oberen, dem Blatteil des Keimlings unterscheitet. Nimmt man das an, so ist Lemna dadurch ausgezeichnet, daß kein Sproßvegetationspunkt ausgegliedert wird, sondern beständig neue Glieder auftreten, welche die Gestaltungsverhältnisse der Keimpflanze wiederholen. Dabei

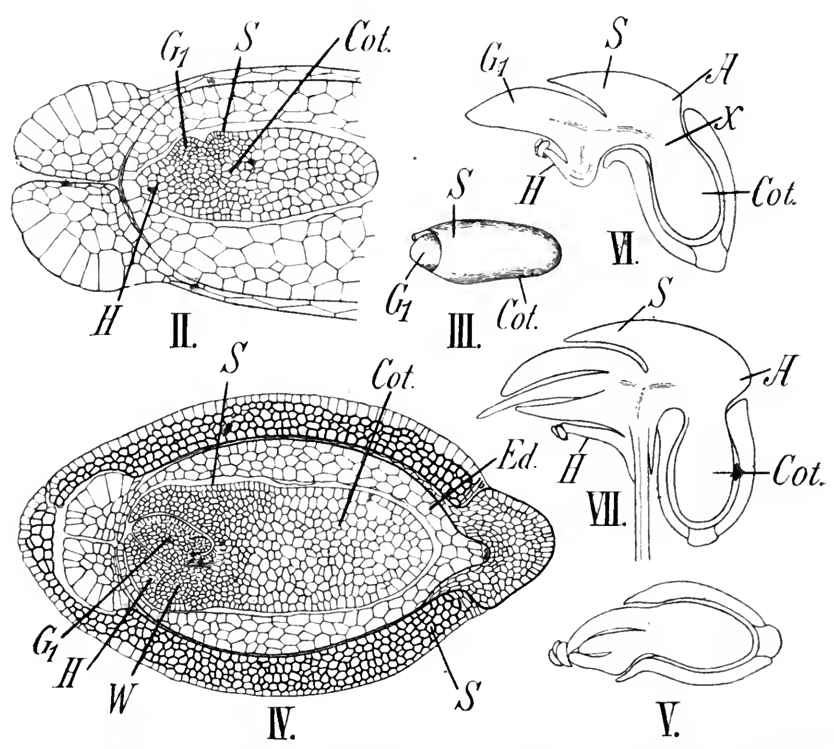


Fig. 1224. (Nach Rostowzew.) *II* Längsschnitt durch die untere Hälfte eines halbreifen Samens mit Embryo. *Cot* Kotyledo, *S* Kotyledonarscheide (klein), *H* Hypokotyl, G_1 erstes, den Vegetationspunkt ganz in Anspruch nehmendes Glied. *III* (schwach vergr.). Älterer Embryo, etwas schief von oben. *IV* Längsschnitt eines Samens. Bezeichnungen wie in *II*, außerdem *W* erste Wurzel, *Ed* Endosperm, *S* Samenschale. *V*, *VI*, *VII* (schwach vergr.). Längsschnitt durch keimende Samen verschiedener Entwicklung. *A* Auswuchs des Kotyledos. Alle Figuren beziehen sich auf Lemna minor. Die Bezeichnungen vom Verf.

erzeugt jedes Glied ursprünglich zwei neue, ein Plus- und ein Minusglied. Unter günstigen Ernährungsverhältnissen (namentlich bei guter Beleuchtung) entwickeln sich beide (Fig. 368), unter ungünstigeren nur das Plusglied. Dann entstehen die sonderbaren schraubelförmigen Verbände, wie einer in Fig. 1225 abgebildet ist[1]).

Bei manchen Formen entwickelt sich aber von vornherein nur das Plusglied — das Minusglied ist ganz unterdrückt, dann entsteht der eigentümlich asymmetrische Aufbau, wie er bei Wolffiella vorhanden ist — einer untergetaucht lebenden wurzellosen Lemnacee, welche weder Gefäße

[1]) Betr. der Einzelheiten vgl. a. a. O.

(Fig. 1228) noch (wenigstens gewöhnlich) Spaltöffnungen mehr besitzt, also auf eine anatomische Gliederung herabgesunken ist, wie wir sie sonst etwa bei Farnprothallien antreffen (Fig. 1226). So stellen die Lemnaceen einen der sonderbarsten Fälle vegetabilischer Gestaltung dar: der Vegetationskörper bleibt unter Wegfall der späteren Entwicklungsstadien auf der Gestal-

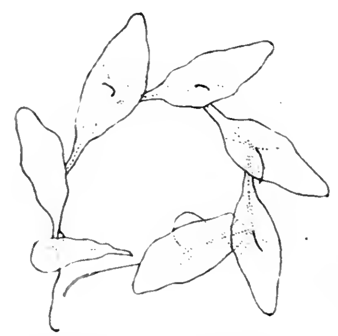


Fig. 1225. Lemna trisulca. „Schraubel" von einem schwach beleuchteten Standort.

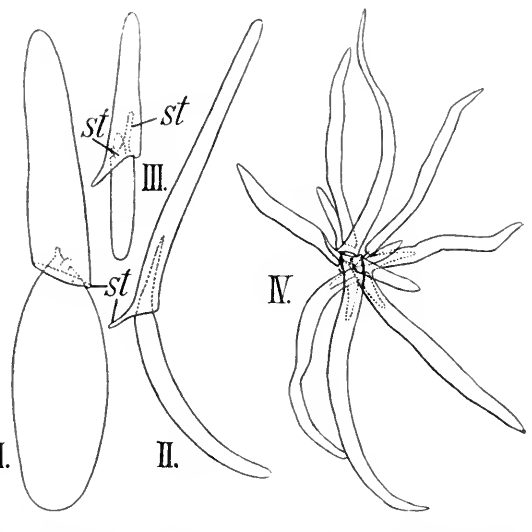


Fig. 1226. *I* Wolffiella lingulata. Bei derselben schwachen Vergrößerung gezeichnet wie W. gladiata (*II*). *st* Stiel. *III* Schema für das Wachstum von Wolffiella. *IV* Auffallend großes Exemplar von W. gladiata, bei welchem viele Glieder miteinander im Zusammenhang geblieben sind. Schwächer vergrößert als *I* und *II*.

tung der Keimpflanzen stehen, wiederholt diese aber endlos und zwar unter einigermaßen günstigen Lebensbedingungen in sehr rascher Reihenfolge. Daß diese Wuchsform nur für besondere Standortsverhältnisse geeignet ist, leuchtet ein. Die Lemnaceen bilden eine Massenvegetation an der Oberfläche von stehenden Gewässern. Namentlich wenn diese mit organischen Stoffen verschmutzt sind, entsteht oft in überraschend kurzer Zeit eine dichte Decke dieser Schwimmpflanzen, die dort dem Wettbewerb mit anderen Pflanzen um Licht und Nährsalze fast ganz entzogen sind. Als Landpflanze würde z. B. eine Wolffiella so gut wie unmöglich sein. — Aus räumlichen Gründen muß die Schilderung der Veränderungen, welche der Embryo bei der Kei-

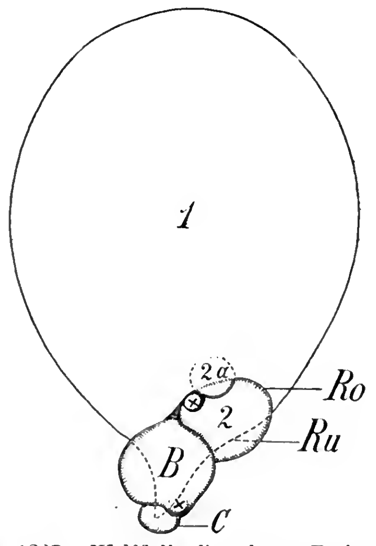


Fig. 1227. Wolffiella lingulata. Freipräpariertes junges Glied *1*. *Ro* oberer, *Ru* unterer Rand der Tasche. In dieser Glied *2* und die Beiglieder *B* und *C* von *1*; *2a* Beiglied von Glied *2*. Mit × die jüngsten Glieder bezeichnet. Man sieht deutlich, daß diese einseitig auf der Oberseite ihrer Mutterglieder entstehen.

mung erfährt, unterbleiben. Da die Wurzel bei der Keimung gewöhnlich zuerst hervortritt, liegt es am nächsten, die Besprechung der Vegetationsorgane mit ihr zu beginnen.

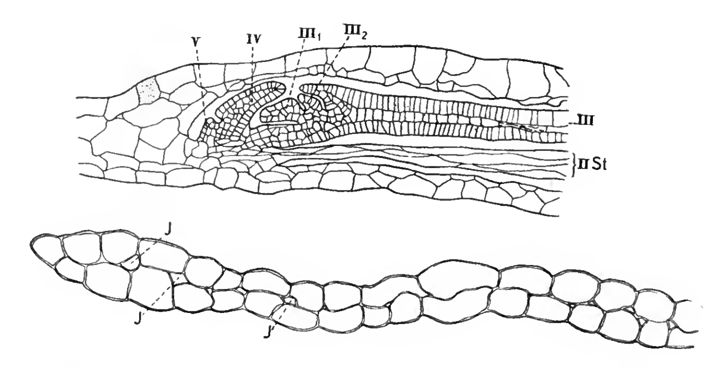


Fig. 1228. Wolffiella lingulata. Oben Längsschnitt durch die Grube eines Gliedes (125 mal vergr.) mit zwei neuen Gliedern, die ihrerseits auch je ein neues angelegt haben. Unten Querschnitt durch ein ausgewachsenes Glied (nahe dessen Spitze) (190 mal vergr.), *II St* Stielteil des zweiten Gliedes; *III* drittes Glied; III_1 viertes Glied; III_2, *IV* Beiglieder; *J* Intercellularräume.

Zweiter Abschnitt.

Die Wurzel.

§ 1. Einleitung.

Typische Wurzeln lernten wir schon bei den Pteridophyten kennen (p. 1005 ff.). Es ist also nicht notwendig, hier noch einmal die dort erörterten Fragen zu besprechen.

Doch sei daran erinnert, daß die Gestaltungsverhältnisse der Wurzeln für die allgemeine Organographie von großer Bedeutung sind. Sie sind, wie schon p. 320 hervorgehoben wurde, besonders geeignet zum Studium der mit der Arbeitsteilung und Umbildung der Organsysteme verbundenen Fragen. Ebenso tritt auch der Zusammenhang zwischen Gestalt, Bau und Funktion bei ihnen besonders deutlich hervor.

Bei den Pteridophyten traten im wesentlichen nur die typischen Erdwurzeln auf, von denen sich auch z. B. die die Stämme von Todea und die mancher Baumfarne bekleidenden Wurzeln nicht sehr unterscheiden.

Bei den Samenpflanzen dagegen sind umgebildete Wurzeln sehr häufig. Daß sie sich von typischen Erdwurzeln ableiten, tritt ohne weiteres hervor, obwohl sie von diesen oft so weit abweichen, daß man ihre ursprüngliche Bedeutung erst spät erkannte (vgl. z. B. die Krustenwurzeln mancher Podostemaceen). Daran knüpft sich das Problem: sind diese von denen der Erdwurzeln abweichenden Eigenschaften neu erworbene oder waren sie schon bei jenen vorhanden und äußerten sich nur nicht?

Wir sahen ferner (p. 307), daß wir z. B. für die Abflachung und Dorsiventralität der Orchideen-Luftwurzeln und für die Bildung der Haftwurzeln von Hedera (p. 321) die äußeren Bedingungen für ihr Zustandekommen angeben können. Andere Beispiele werden im folgenden

angeführt werden. Viele Irrwege der „Metamorphosen"-Lehre würden nicht beschritten worden sein, wenn man dieser die Untersuchung der Wurzelumbildung zugrunde gelegt hätte.

§ 2. Charakteristik der Wurzeln.

Als Eigenschaften der typischen Erdwurzeln wurden früher (p. 109) angeführt:

1. Blattlosigkeit.
2. Der Besitz einer Wurzelhaube.
3. Eine kurze nahe der Wurzelspitze liegende wachsende Region.
4. Wurzelhaare.
5. Endogene Verzweigung.
6. Bau des Leitbündelzylinders.

Man könnte dazu noch den Mangel an Chlorophyll, sowie den Besitz von positivem bzw. „transversalem" Geotropismus fügen. Doch sind das physiologische Eigenschaften, die weniger allgemein den Wurzeln zukommen als die oben angeführten. Auch diese finden sich keineswegs alle bei allen Wurzeln, und sie sind auch nicht auf die Wurzeln beschränkt. Es gibt blattlose Sprossen, wurzelartige Organe mit „Wurzelhaube" (p. 15), unterirdische Sprosse mit kurzer wachsender Region nahe der Spitze. „Wurzelhaare" können auch an unterirdischen Sproßachsen und Blättern auftreten, und endogene Entstehung tritt bei Adventivsprossen (namentlich wurzelbürtigen) nicht selten auf. Daß der Bau des Leitbündelzylinders bei Sproßachsen der Hauptsache nach mit dem der Wurzeln übereinstimmen kann, wurde für Lycopodium besonders hervorgehoben (p. 908).

Der Blattmangel der Wurzeln kann als ein ursprünglicher oder als ein auf Verlust beruhender aufgefaßt werden. Meist wird wohl das letztere angenommen. Ausgehend von der Tatsache, daß bei unterirdischen Sprossen die Blätter zu Schuppen verringert zu sein pflegen, hat man öfters versucht, von solchen unterirdischen Sprossen durch Ausfall der Blattbildung Wurzeln abzuleiten. Indes ist, wenn man Vermutungen aufstellen will, die andere ebensogut möglich, daß Wurzel und „Sproß" ursprünglich blattlos und gleichartig waren und der Sproß erst mit dem Auftreten und dem Überwiegen der Blattbildung von der Wurzel mehr und mehr verschieden wurde. Von dieser Vermutung ging die für die Pteridophyten gegebene Darstellung (p. 1008 ff.) aus. Sie für die Samenpflanzen zu wiederholen liegt kein Grund vor — diese erhielten ja die Wurzeln, wie wir annehmen können, schon fertig ausgebildet als Erbteil.

Die Reihenfolge der Besprechung der einzelnen Eigentümlichkeiten ergibt sich aus der Betrachtung der Regionen an einer typischen Wurzelspitze.

Diese sind 1. die Region der Wurzelspitze d. h. die des von der Wurzelhaube bedeckten Vegetationspunktes, 2. die wachsende Region, 3. die der Wurzelhaare, 4. die, in welcher die Wurzelhaare abgestorben sind und die Verzweigung beginnt, welche zur Entstehung eines Wurzelsystems führt.

Dementsprechend behandeln die folgenden Abschnitte die Wurzelhaube, das Wachstum (soweit es organographisch von Bedeutung ist), die Wurzelhaare, sowie Entstehung und Verzweigung der Wurzeln.

§ 3. Wurzelhaube.

Die biologische Bedeutung der Wurzelhaube bedarf keiner näheren Erörterung. Jedermann weiß, daß sie einerseits das zarte Gewebe des Wurzelvegetationspunktes beim Vordringen im Boden schützt, andererseits durch die Verschleimung ihrer äußeren Zellmembranen das Eindringen erleichtert. Ebenso ist klar, daß der Besitz einer Wurzelhaube deshalb besonders von Bedeutung ist, weil die Wurzeln blattlos sind. Unterirdische Sprosse (vgl. p. 10 ff.) haben in ihren den Vegetationspunkt umgebenden Niederblättern oft ausgezeichnete Bohrorgane (z. B. Triticum repens, dessen Ausläufer sich durch Kartoffelknollen hindurchbohren können), oder ermöglichen das Vordringen im Boden auf andere, p. 14 ff. kurz erwähnte Art.

Auf die verschiedene Ausbildung der Wurzelhaube bei den Pflanzen verschiedener Verwandtschaftskreise und verschiedener Standorte einzugehen ist hier nicht möglich [1]), zumal — wenigstens soweit dies dem Verf. bekannt ist — keine ausgedehnten Untersuchungen darüber vorliegen wieweit die Ausbildung der Wurzelhaube durch „innere“ und durch äußere Bedingungen beeinflußt wird. Im allgemeinen wird man wohl sagen können, daß kräftig wachsende langlebige Wurzeln auch eine besser ausgebildete Wurzelhaube besitzen als kurzbleibende und kurzlebige. So haben z. B. die Wurzeln mancher Saprophyten eine dünne Wurzelhaube. Dasselbe gilt für die dünnen, in meist lockerem Boden wachsenden Wurzeln von Erica carnea, Calluna vulgaris u. a., deren Hauben in ihrer Ausbildung sehr zurück bleiben, z. B. gegen die an dickeren Wurzeln von Zea Mais vorhandenen.

Eine Anzahl von Wurzeln sind ohne Wurzelhaube. Erwähnt seien die folgenden Beispiele.

1. Einige schwimmende Wasserpflanzen, wie die Lemnaceen, besitzen scheinbar eine Wurzelhaube, die aber entwicklungsgeschichtlich sich von den echten Wurzelhauben unterscheidet. Sie entsteht nicht wie die Wurzelhaube anderer Monokotylen aus der Epidermis des Wurzelkörpers, erfährt auch nicht eine periodische Erneuerung. Diese, wie ein Handschuhfinger über die Wurzelspitze gestülpte Hülle schützt die Wurzelspitze wahrscheinlich gegen die auslaugende Wirkung des Wassers, kleine Tiere usw. Aber sie entspricht nicht einer Haube, sondern der bei anderen Wurzeln nur kurze Zeit vorhandenen Hülle, die Van Tieghem [2]) „poche digestive“ genannt hat (vgl. Fig. 1231, *Wt*). Ebenso verhalten sich Hydrocharis, die verwandte Trianea bogotensis, ferner Limnobium [3]) und Pistia Stratiotes. Die Wurzelhülle geht verloren, wenn die Wurzeln ausgewachsen sind. Es findet bei diesen Pflanzen auch die Sonderung von Epidermis und Rinde nicht mehr statt, ihre Wurzeln sind, bei engerer Fassung des Begriffs, also gleichfalls haubenlos.

2. Bei autotrophen Landpflanzen sind Wurzeln ohne Wurzelhaube nur in seltenen Fällen beobachtet worden. So bei Aesculus Hippo-

[1]) Vgl. Rasch, Über den anat. Bau der Wurzelhaube einiger Glumifloren und seine Beziehungen zur Beschaffenheit des Bodens. Haberlandt, Beitr. zur allg. Botanik I (Berlin 1918). M. G. Stalfelt, Die Beeinflussung unterirdisch wachsender Organe durch den mechan. Widerstand des Wachstums, Arkiv för Botanik, Bd. 16, Stockholm 1920 (daselbst weitere Literatur).

[2]) Vgl. Van Tieghem et Douliot, Recherches comparées sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. d. scienc. nat. VII, Sér. 8, p. 1.

[3]) Vgl. Montesantos, Flora 105 (1913), p. 4.

castanum [1]). Hier entstehen an den Wurzeln außer normal gebauten Seitenwurzeln periodisch kleine (etwa 2 mm lange) knöllchenförmige, nicht mit einer Wurzelhaube versehene. Wir können diese Würzelchen, deren Funktion unbekannt ist, wohl als Hemmungsbildungen betrachten, deren Haubenlosigkeit entweder mit ihrer kurzen Existenz und ihrer geringen Größe in Beziehung steht oder sie sind nur zeitweilig gehemmt und entwickeln später Hauben. Diese Auffassung wird dadurch nahegelegt, daß es, wie es scheint, Übergänge zwischen haubenlosen und normalen Wurzeln gibt.

3. Ein eigentümliches (aber noch näher zu untersuchendes) Verhalten zeigen auch (nach Jörgensen [2])) die sproßbürtigen Wurzeln einiger Bromeliaceen. Sie wachsen meist längere Zeit im Gewebe der Sproßachse und haben hier eine wohl entwickelte Haube, wenn aber die Wurzelspitze die Oberfläche der Sproßachse durchbohrt hat, besteht die Haube nur noch aus einer dünnen Lage toter, mehr oder weniger zusammengedrückter Zellen. Vermutlich handelt es sich um Wurzeln begrenzten Wachstums (Haftwurzeln), bei denen deshalb auch die Wurzelhaube nur kurze Zeit ergänzt wird.

Andere Beispiele für haubenlose Wurzeln werden bei Besprechung der Parasitenwurzeln anzuführen sein.

Selbstverständlich sind diese haubenlosen Wurzeln alle solche, welche ihre Hauben entbehren können. Aber nichts spricht dafür, daß die Hauben verkümmerten weil sie nicht benutzt wurden. Vielmehr handelt es sich wohl überall um Wurzeln, die in ihrer Ausbildung gehemmt waren und bei denen die Hemmung sich auch auf die Wurzelhaube erstreckte.

Was die mutmaßliche Entstehung der Wurzelhaube anbetrifft, so kann auf das im allgemeinen Teile (p. 14) Gesagte verwiesen werden.

Das Wesentliche an der Bildung der Wurzelhaube ist jedenfalls die Verlegung der Meristemtätigkeit von der Spitze weg nach innen. Dadurch kommt an die Spitze ein Dauergewebe — eben die Wurzelhaube — zu liegen, welches zugleich die Möglichkeit eines Zellenzuwachses von innen her hat. Wie sich dabei die einzelnen Zellschichten und Meristeme verhalten — also die Abgrenzung des „Kalyptrogens" vom Dermatogen usw., das ist früher eifrig und eingehend untersucht worden. Es liegt aber kein Grund vor, diese Fragen hier zu besprechen — offenbar verhalten sich die Samenpflanzen darin nicht alle gleich, ohne daß es möglich wäre Bezüge für die Ungleichheit anzugeben.

Dafür, daß unter besonderen Lebensverhältnissen auch die Wurzelhaube eine von der gewöhnlichen abweichende Ausbildung gewinnen kann, seien die mächtigen Wurzelhauben der Stützwurzeln von Pandanus angeführt. Diese besitzen nach außen mehrere abhebbare Kappen. Das kommt nach A. Richter [3]) dadurch zustande, daß sich in den äußeren Schichten kurze, dickwandige verholzte Zellen („Brachysklereiden") und zwischen diesen dünnwandige mit verkorkten Zellwänden bilden. Es ist wahrscheinlich, daß das eine unmittelbare Folge des Wachsens an der Luft ist — die Wurzelhauben der Erdwurzeln also diese Ausbildung nicht zeigen.

Die Wurzelhauben mancher Epiphyten sind durch besonders starke Schleimbildung (auch in den Zellmembranen innerer Zellschichten) aus-

[1]) Vgl. Klein und Szabo, Zur Kenntnis der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum. Flora, 1880, p. 146. Waage, Deutsche bot. Gesellsch. IX, 132.

[2]) Jörgensen, Bitrag til rodens naturhistorie. Botanisk tidsskrift, Kopenhagen. 1878.

[3]) A. Richter, Physiol.-anat. Untersuchungen über Luftwurzeln. Biblioth. botanica, Heft 54, Stuttgart 1901.

gezeichnet, so z. B. die mancher Aroideen und Orchideen. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Schleim die Wurzelspitzen in trockenen Zeiten vor Vertrocknung schützen kann.

§ 4. Das Wachstum der Wurzeln.

Beim Wachstum der Wurzeln kommt einerseits in Betracht das räumliche, andererseits das zeitliche Verhalten der wachsenden Region. In ersterer Hinsicht ist die Kürze der wachsenden Region — sie beträgt an gewöhnlichen Hauptwurzeln nach SACHS 8—10, bei dünnen Seitenwurzeln nur 2—3 mm — eigenartig, in zweiter fragt es sich, ob das Wachstum ein begrenztes oder ein unbegrenztes ist.

Ob die Kürze der wachsenden Region eine mit dem Wachstum im Boden im Zusammenhang [1]) stehende Eigentümlichkeit ist, läßt sich derzeit nicht mit Sicherheit sagen. Indes liegen Wahrscheinlichkeitsgründe für die Bejahung der Frage vor. Einmal sehen wir auch manche im Boden wachsende Sprosse mit einer kurzen wachsenden Region versehen (z. B. die unterirdischen wurzelähnlichen Ausläufer von Herminium Monorchis mit einer von 1,5—2 mm [2]) Länge), sodann haben manche (nicht alle!) Luftwurzeln, wie weiterhin anzuführen sein wird, eine lange wachsende Region.



Fig. 1229. Monstera deliciosa. Luftwurzel, welche ursprünglich gerade nach abwärts (etwa auf die Mitte des unter sie gestellten Topfes mit Erde zu) wuchs. Sie war zunächst nicht imstande, mit der Spitze in die Erde einzudringen, bog vielmehr seitlich aus, legte sich der Erdoberfläche an und gelangte bei weiterem Wachstum rechts über die Topfoberfläche hinaus.

Jedenfalls ist einleuchtend, daß die Kürze der wachsenden Region in Verbindung damit, daß die Wurzel unmittelbar oberhalb der Wachstumsregion durch Wurzelhaare im Boden befestigt ist, Verbiegungen der Wurzeln weniger leicht eintreten lassen wird, als dies bei einer längeren wachsenden Region der Fall wäre. Die Fig. 1229 zeigt, wie schwer es einer diese beiden Eigenschaften entbehrenden Luftwurzel fällt, in den Boden einzudringen und welch starke Verbiegungen dabei eintreten. Es handelt sich um eine Luftwurzel von Monstera, welche die (ihr in einem Topf dargebotene) Erdoberfläche erreicht hat. Sie war aber nicht ohne weiteres imstande, in den Boden einzudringen. Vielmehr legte sie sich erst in Windungen auf den Boden und trieb später an der Konvexseite Seitenwurzeln. Erst wenn sie dann an der Bodenoberfläche einigen Halt gewonnen hat, kann ein Eindringen stattfinden. Es ist unnötig, darauf hinzuweisen, wie wenig förderlich eine so mühselige Veranstaltung für eine Erdwurzel sein

[1]) Daß dieser nicht etwa ein nur mechanisch bedingter zu sein braucht, ist klar. Vgl. das weiterhin über die Verschiedenheit der Länge der Wachstumszone bei Aroïdeen-Nähr- und Haftwurzeln Anzuführende.

[2]) Vgl. GOEBEL, Flora 95 (1905), p. 183. Ähnlich verhalten sich die wurzelähnlichen Dioscorea-Knollen.

würde. Diese ist dagegen unmittelbar oberhalb der wachsenden Region im Boden befestigt und die wachsende Region ist so kurz, daß ein Verbiegen kaum je eintreten wird.

Begrenztes und unbegrenztes Wachstum bei Wurzeln. Das Wachstum der Vegetationspunkte erscheint bei Sprossen wie bei Wurzeln zunächst als ein (der Möglichkeit nach) unbegrenztes. Wenn trotzdem bei beiden Organen solche begrenzten Wachstums vielfach vorkommen, so ist in jedem einzelnen Fall nach der Ursache dafür zu fragen, speziell danach, ob die Begrenzung eine von vornherein gegebene (etwa wie bei den Blättern von Chara u. a) oder eine nachträgliche ist. Bei Sprossen begrenzten Wachstums wird diese Begrenzung in den meisten näher untersuchten Fällen bedingt durch Korrelation (p. 437) oder das Auftreten von Blütenbildung. Letztere kommt bei Wurzeln nicht in Betracht, wohl aber kann ihrem Wachstum durch Umwandlung des Vegetationspunktes in einen Sproß ein Ziel gesetzt werden. Das kommt z. B. vor bei Neottia nidus avis und Anthurium longifolium. Daß aber auch viele andere Wurzeln ein begrenztes Wachstum haben, ist eine alltägliche Erfahrung. Es braucht nur erinnert zu werden an manche Seitenwurzeln, an die Hauptwurzel der Monokotylen u. a. Ferner ist diese Erscheinung verbreitet bei Wasserpflanzen. Z. B. bei dem schwimmenden Farnkraut Azolla ist bekannt, daß die Wurzeln nur unbedeutende Länge erreichen, und die Scheitelzelle bald ihre Tätigkeit einstellt; die Wurzel bedeckt sich dann bis zur Spitze mit Wurzelhaaren.

Ähnliches gilt auch für Samenpflanzen. Bei Acorus Calamus z. B. beobachtete ich Wurzeln, die bis 45 cm lang wurden, ohne Seitenwurzeln aufzuweisen. Während die Wurzeln anfangs in gleicher Dicke weiterwuchsen, verschmälerten sie ihren Durchmesser später ganz erheblich. Dem entsprach auch eine Vereinfachung des anatomischen Aufbaues. Während die Wurzel in ihrem oberen dickeren Teile 8 Gefäß- und Siebteile im Zentralzylinder aufwies, hatte sie nahe der Spitze nur noch 5. Es liegt hier eine ähnliche Erscheinung vor, wie sie früher (p. 91 ff.) für Equisetum arvense u. a. geschildert wurde. Wie dort, sehen wir auch bei dieser Wurzel das Ende vor dem Aufhören des Wachstums einen einfacheren Bau annehmen, wie er sonst den seitlichen Gliedern zukommt.

In beiden Fällen dürfen wir wohl die Begrenztheit des Wachstums auf die Begrenztheit der Baumaterialien zurückführen, welche diesen Wurzeln zur Verfügung stehen. Dafür spricht auch die anatomische Veränderung, welche von den Acoruswurzeln oben angeführt wurde. Denn es ist experimentell erwiesen, daß man durch Verminderung der Nahrungszufuhr die Ausbildung des Zentralzylinders der Wurzeln vereinfachen kann [1]). Wodurch aber die Verteilung der Baumaterialien geregelt wird, wissen wir nicht. Jedenfalls unterscheiden sich diese Fälle von denen, bei denen die Hemmung des Wurzelwachstums (wie bei den Luftwurzeln von Hedera) nur durch die mangelnde Wasserzufuhr bedingt wird (p. 321).

Dem Verhalten der Hederawurzeln entspricht ganz das der Dornwurzeln von Myrmecodia. Diese merkwürdigen Epiphyten haben auf ihren Knollen, soweit sie an die Luft ragen, Dornen. Diese sind wie Treub nachwies, verdornte Wurzeln, welche kurz und unverzweigt bleiben. An Knollen, die ich mit feuchtgehaltenem Sphagnum umwickelte, wuchsen die Wurzeln statt zu Dornen zu verzweigten „Erdwurzeln“ aus. Wie bei Hedera entscheidet hier zunächst also nur die Wasserzufuhr über

[1]) Flaskämper, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren. . . . Flora 101 (1910), p. 204.

das Schicksal der Wurzeln. Wahrscheinlich gilt dasselbe für andere Dornwurzeln [1]). Aber nicht Wurzeln aller Pflanzen sind imstande bei geringer Wasserzufuhr zu Haftwurzeln oder Dornwurzeln zu werden — es gehört dazu eine besondere Reaktionsfähigkeit.

Daß die Wachstumsbegrenzung wenigstens bei manchen Seitenwurzeln durch Korrelation mit der Hauptwurzel bedingt ist, zeigt die Tatsache, daß man junge Seitenwurzelanlagen zu Hauptwurzeln umbilden kann. Indes wird das voraussichtlich nicht überall möglich sein, namentlich nicht dort, wo die Seitenwurzeln in ihrer Beschaffenheit schon sehr frühzeitig erheblich von der Hauptwurzel abweichen.

Und in zahlreichen anderen Fällen (z. B. Lemna, Azolla) dürfte die Wachstumsbegrenzung von vornherein gegeben und demgemäß — wenigstens nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse — nicht mehr wesentlich abänderbar sein.

§ 5. **Region der Wurzelhaare.**

Die Wurzelhaare [2]) entstehen als Ausstülpungen der Oberflächenzellen der Wurzeln. Sie besitzen eine große Bedeutung schon dadurch, daß ihr Auftreten die absorbierende Oberfläche der Wurzeln ganz bedeutend erhöht, außerdem auch deshalb, weil sie bei Landpflanzen die Bodenpartikelchen fest umwachsen und so nicht nur den Halt der Wurzeln im Boden verstärken, sondern auch die die Bodenteilchen umgebenden Wasserhüllen auszunützen vermögen. Sie sind aber nicht bei allen Pflanzen vorhanden, sondern fehlen namentlich einer Anzahl von Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Butomus umbellatus, Hippuris vulgaris, Lemna-Arten, Menyanthes trifoliata, Pistia Stratiotes u. a.), außerdem einer Anzahl Coniferen (z. B. Picea excelsa, Pinus silvestris, Biota orientalis, Thuja occidentalis u. a.), einigen monokotylen Knollenpflanzen wie Crocus sativus, einigen Schmarotzern und Humusbewohnern, wie Monotropa, Neottia, Orobanche ramosa. Es sind die genannten Pflanzen solche, welche entweder Wasser reichlich zur Verfügung haben, wie die Wasser- und Sumpfpflanzen, oder solche, bei denen die oberirdischen Teile keine sehr intensive Wasserverdunstung unterhalten, wie die Coniferen mit lederartigen Blättern (andere, wie Taxus, bilden indes zahlreiche Wurzelhaare), oder es handelt sich um Wurzeln, die von Pilzen bewohnt sind (Monotropa, Coniferen). Bei Crocus sind die oberirdischen Teile wenig umfangreich und von kurzer Dauer, und bei den Schmarotzerpflanzen und Humusbewohnern sind die Blätter, welche bei anderen Pflanzen am meisten transpirieren, meist zu kleinen Schuppen verkümmert. Bei einer größeren Anzahl von Pflanzen, die normal Wurzelhaare besitzen, unterbleibt übrigens deren Bildung, wenn man die Wurzel in Wasser kultiviert. So bei Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Zea Mais, Cucurbita Pepo, Phaseolus communis, Pisum sativum u. a.. Aber es ist dies keineswegs bei allen Pflanzen so, und manche schwimmende Wasserpflanzen, wie z. B. Azolla, Hydrocharis, Trianea bogotensis, besitzen sogar recht große Wurzelhaare. Für die Luftwurzeln wird die Frage unten zu erörtern sein.

Die Bildung von „Wurzelhaaren" ist übrigens nicht auf die Wurzeln

---

[1]) Ebenso wird es auch möglich sein durch geeignete Eingriffe eine Wurzel, die sonst zur Knolle geworden wäre, zu veranlassen sich zu einer gewöhnlichen Erdwurzel auszubilden (indem man den Zustrom von Assimilaten nach diesen Wurzeln verhindert).

[2]) Vgl. Frank Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Arb. a. d. bot. Institut der Univers. Tübingen. Herausg. von W. Pfeffer, 2. Bd.

beschränkt. Sie können auch auf Blättern und Sproßachsen, die sich im Boden befinden oder einem Substrat angeschmiegt sind, auftreten.

So an den Blättern bzw. Blattstielen von Microstylis, Sturmia, Corydalis cava u. a. (bei dieser treten sie nur am unteren Ende des Blattstiels auf, der obere entwickelt, auch wenn er im Boden bleibt, keine „Wurzelhaare“). Auch Blattstecklinge von Begonia bilden zunächst „Wurzelhaare“, die der ersten Befestigung und Nahrungsaufnahme dienen.

Es kommt also einerseits auf einen äußeren Reiz, andererseits eine innere „Disposition“ an, um die Wurzelhaarbildung zu ermöglichen. Eine wirkliche Einsicht in die Bedingungen für deren Auftreten ist aber bis jetzt nicht vorhanden. An Sproßachsen treten „Wurzelhaare“ auf bei manchen Orchideen, z. B. den wurzelähnlichen Ausläufern von Herminium Monorchis, den Rhizomen von Coralliorhiza, namentlich auch an den Hypokotylen. Bei diesen entstehen bei manchen Orchideen merkwürdig ausgebildete „Haftscheiben“. So z. B. an dem Hypokotyl von Taeniophyllum[1]), welches mit einer sohlenartigen Grundfläche Baumrinden anklebt. Die Befestigung erfolgt durch Haftscheiben, welche aus Teilung einer Zelle hervorgegangen sind. Sie entsprechen einem Rhizoidenbüschel, bei welchem die einzelnen Zellen zunächst beisammen bleiben und eine Klebesubstanz ausscheiden. Später kann ein Auswachsen zu Wurzelhaaren stattfinden. Man kann diese Organe als primitive „Hapteren“ bezeichnen. Ihr Zustandekommen ist also dasselbe wie das der Haftscheiben einiger Lejeunea-Arten[2]), die gleichfalls Rhizoidbüscheln homolog sind. Schon bei Taeniophyllum strecken sich die unterhalb der Haftscheiben (bzw. Rhizoidbüschel) gelegenen Zellen und letztere gelangen so auf eine Erhebung. Das ist noch stärker ausgebildet bei den Rhizomen von Coralliorhiza und Coryanthes picta[3]). Die Rhizoidbüschel sitzen auf einem weit über die Oberfläche vorspringenden Gewebepolster, dessen Ursprung ein ähnlicher ist, wie z. B. der desjenigen, auf welchem die Brennhaare von Urtica stehen.

Diese „Rhizoidhapteren“ (wie man sie nennen könnte) sind die höchste bis jetzt bekannte Ausbildungsform der Wurzelhaare — es ist nicht zu verwundern, daß sie gerade bei wurzellosen Orchideen (auch die Keimpflanzen sind, da die Ausbildung einer „Hauptwurzel“ unterbleibt, bei ihnen stets wurzellos) besonders hervortreten. Sie sind als Haftorgane und auch für die Wasseraufnahme offenbar leistungsfähiger als einzeln stehende Wurzelhaare und können somit die fehlende Wurzel ersetzen.

§ 6. **Verkürzung der Wurzeln.**

Auf den anatomischen Bau der ausgewachsenen Wurzelteile ist hier nicht einzugehen.

Organographisch und biologisch von hoher Bedeutung aber ist die bei vielen Wurzeln eintretende nachträgliche (d. h. nach Beendigung des Längenwachstums erfolgende) Verkürzung: haben sich doch, wie wir sehen werden, bei manchen Pflanzen Wurzeln ausgebildet, die von den übrigen in ihrer Gestaltung abweichen und deren Hauptbedeutung eben in ihrer

[1]) Vgl. Goebel, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biol. Centralblatt XXXV (1915), p. 209.

[2]) Vgl. p. 608 u. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, p 161, Fig. 66.

[3]) Vgl. P. Groom, Contributions to the knowledge of Monocotyledonous Saprophytes, Linnean Society Journal of Botany, Vol. XXXI (1895), p. 207. Goebel, a. a. O.

Kontraktilität besteht. Rimbach[1]) hat sie passend als „Zugwurzeln“ bezeichnet. Sie zeichnen sich aus durch verhältnismäßig starke Entwicklung des dünnwandigen Rindenparenchyms, während die dickwandigen Zellen des mechanischen Gewebesystems ganz oder fast ganz fehlen. Als Nebenfunktion haben die Zugwurzeln, wie es scheint, in manchen Fällen die, daß sie zur Aufnahme von Reservestoffen dienen, aber ihre hauptsächlichste Bedeutung besteht offenbar darin, daß sie durch ihre Verkürzung auf den Pflanzenteil, an dem sie entspringen, einen Zug ausüben. Was den Nutzen dieser Einrichtung betrifft, so sind die Fälle zu unterscheiden, bei welchen durch die Zugwurzeln ein Hinabziehen der Sprosse in den Boden stattfindet, und solche, bei denen das nicht der Fall ist. Im letzteren Falle (z. B. Polygonatum multiflorum, Canna indica, Asparagus officinalis) bewirkt die Wurzelverkürzung nur eine festere Verankerung im Boden, die bei Pflanzen mit reich entwickelten oberirdischen Organen von besonderer Bedeutung sein wird, da diese dem Wind usw. eine verhältnismäßig große Oberfläche darbieten.

Bei anderen Pflanzen ist die Wurzelverkürzung eines der Mittel, um unterirdisch lebende Sprosse in eine bestimmte Tiefe zu bringen. Ein Beispiel mag dies erläutern.

Bei Arum maculatum schiebt bei der Keimung der sich verlängernde — offenbar negativ geotropische — Kotyledon die Keimknospe etwa 15 mm senkrecht abwärts in den Boden. Das aus dieser sich entwickelnde Knöllchen kommt daher zunächst etwa 2 cm unter die Erdoberfläche zu liegen. „Erwachsene“ Arum-Knollen aber liegen in etwa 10 cm Tiefe. Dahin werden sie durch die Tätigkeit von Zugwurzeln gebracht. Die Wurzeln entstehen in einer, etwas schief liegenden, die Endknospe der Knolle ringförmig umgebenden Zone. Die auf der Unterseite stehenden sind dick und sehr kontraktionsfähig, die auf der Oberseite dünn und wenig oder nicht kontraktionsfähig. Durch diese Anordnung muß die Knolle mit ihrer Spitze nach abwärts gezogen werden, unter Umständen über 1 cm in einer Vegetationsperiode, aber nur während zweier oder dreier Monate (September bis November). Ist die „normale Tiefenlage“ erreicht, so wird die Kontraktilität der Wurzeln eine geringere, und die Wurzeln wachsen nicht mehr steil nach abwärts, sondern gleich vom Grunde an flach nach außen. Pflanzt man eine solche Knolle höher ein, so bildet sie wieder stark kontraktile Wurzeln, eine merkwürdige (bei dem Wachstum mancher Rhizome wiederkehrende) Regulierung, deren veranlassende Bedingungen unbekannt sind.

Zugwurzeln sind weit verbreitet, und unter den ausdauernden krautigen Samenpflanzen am meisten ausgebildet. Bei Sporenpflanzen und bei phanerogamen Holzpflanzen sind sie bis jetzt nicht beobachtet. Die Verkürzung ist teilweise eine sehr bedeutende. Als höchstes Maß dafür fand Rimbach, für die Strecke von 5 mm Länge bei einigen Amaryllideen (z. B. Phaedranassa chloracea) und bei Oxalis elegans 70 Proz., bei Agave americana und Arum maculatum 50 Proz., Allium ursinum 30 Proz., Asparagus officinalis 10 Proz. Diese hohen Zahlen gelten aber nur für einen Teil der sich verkürzenden Wurzelstrecke. Für das Ganze fallen sie bedeutend niedriger aus. Für Phaedranassa chloracea ergibt sich z. B. eine Verkürzung von 30—40 Proz.

Bei manchen langlebenden Wurzeln, z. B. den Hauptwurzeln und Seitenwurzeln von Taraxacum, Heracleum, Phyteuma u. a. dauert die

[1]) Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. Beitr. zur wissensch. Botanik, herausgeg. von Fünfstück, 2. Bd. In dieser Abhandlung ist auch die einschlägige Literatur zitiert.

Kontraktion Jahre hindurch an. Bei anderen kurzlebigen Wurzeln ist, wie das oben angeführte Beispiel von Arum zeigt, die Dauer der Verkürzung eine zeitlich begrenzte. Bei manchen Pflanzen sind alle Wurzeln einer Ordnung kontraktil, bei anderen hat eine Arbeitsteilung stattgefunden, wie gleichfalls schon für Arum erwähnt wurde, aber bei manchen anderen Monokotylen und Dikotylen noch auffallender hervortritt.

So haben, wie seit lange bekannt ist, Tigridia, Gladiolus, Crocus und Scilla zweierlei, örtlich und zeitlich getrennt entstehende Wurzeln. Bei Crocus longiflorus z. B. (Fig. 1230) entstehen zu Beginn der Vegetationsperiode aus der unteren Knollenfläche zahlreiche dünne, fadenförmige, nicht kontraktile Wurzeln. Später bilden sich an der neuen Knolle auf einer Seite einige wenige (im vorliegenden Falle zwei) dicke Wurzeln, welche stark kontraktil sind, und die Knolle entsprechend in den Boden hinunterziehen. Sie gehen bald zugrunde. Diese Wurzeln sind von Daniel[1]), dem diese Verkürzung entgangen ist, betrachtet worden als „un système compensateur transitoire qui se developpe progressivement suivant les besoins de la plante, dès que, pour une raison quelconque, interne ou externe, la nutrition générale se trouve entravée“. Es wird dies namentlich geschlossen daraus, daß Gladiolus-Knollen, deren (sichtbare) Knospen entfernt waren, diese Wurzeln besonders stark ausbildeten. Sie wurden nach 2 Monaten resorbiert, es bildeten sich neue und die Ersatzknolle aus. Sie enthalten bedeutende Mengen von Glukose, die später verschwindet. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese fleischigen Wurzeln zugleich als kurzlebige Reservestoffbehälter[2]) dienen, deren Material dann an die dauernden Reservestoffbehälter (Knollen usw.) abgegeben wird. aber ihre Bedeutung als Zugwurzeln ist sicher nicht minder wichtig.

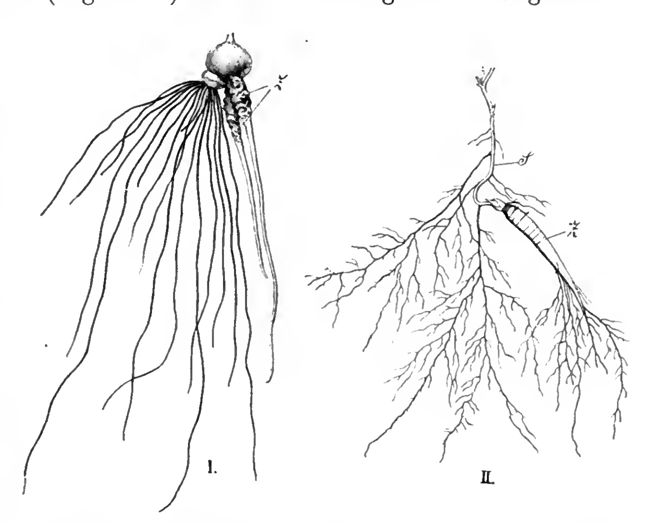


Fig. 1230. (Beide Fig. $1/3$ der nat. Gr.) *I* Crocus longiflorus. *II* Oxalis *sp* (als „pentaphylla“) bezeichnet, *Z* Zugwurzeln.

Auch bei Dikotylen finden sich analoge Fälle, wie die in Fig. 1230 *III* abgebildeten Oxalisart zeigt.

§ 7. Das Wurzelsystem.

Schon p. 1008 wurde darauf hingewiesen, daß die Samenpflanzen meist zu den „allorhizen“ gehören, d. h. den Pflanzen, bei denen Wurzel und Sproß getrennte Organsysteme darstellen, derart, daß an den Sproß-

[1]) Daniel, Sur les racines napiformes transitoirs des Monocotylédones. Revue de botanique III, p 455.
[2]) Auch für Wasser und darin gelöste Kohlenhydrate.

achsen im normalen, unverletzten Zustand überhaupt keine Wurzelbildung mehr auftritt. Indes ist die Fähigkeit dazu doch bei vielen Pflanzen erhalten geblieben. Wäre dies nicht der Fall, so könnte eine Bewurzelung, wie sie bei den Monokotylen, aber auch manchen Dikotylen, auftritt, nicht eintreten. Hier stirbt die Hauptwurzel mehr oder minder frühzeitig ab, die weitere Bewurzelung erfolgt durch sproßbürtige Wurzeln.

Man kann diesen Vorgang entweder als einen von dem gewöhnlichen allorhizen abgeleiteten betrachten, oder in ihm eine Erbschaft von dem homorhizen Verhalten der Pteridophyten erblicken.

Es fragt sich, ob sich für das verschiedene Verhalten in der Ausbildung des Wurzelsystems biologische Beziehungen angeben lassen. Es kommen dabei einmal innere Strukturverhältnisse und dann die Lebensbedingungen in Betracht.

Die Monokotylen sind (mit seltenen Ausnahmen) nicht mit sekundärem Dickenwachstum begabt. Für die Hauptwurzel heißt das, daß die einmal angelegten Leitungsbahnen für Wasser und andere Baustoffe, wie sie im Leitbündelzylinder vorliegen, dieselben bleiben. Die Ansprüche, weche die oberirdischen Pflanzenteile an die Wurzeln stellen, aber werden mit der zunehmenden Oberflächenentwicklung durch die Vermehrung der Zahl und Größe der Blätter größer. Die Tätigkeit der Hauptwurzel könnte, selbst wenn sie noch so reich verzweigt wäre, nicht mehr genügen. Sie wird ersetzt durch an der Sproßachse neugebildete Wurzeln, die in größerer Zahl auftreten, und bei manchen rasch sich entwickelnden Pflanzen, wie einer Anzahl von Gräsern, schon am Embryo teilweise angelegt sind.

Bei Dikotylen haben wir bei Besprechung der Keimung der Mangrove-Pflanzen [1]) schon einen Fall kennen gelernt, in welchem die Entwicklung eines aus der Hauptwurzel hervorgehenden Wurzelsystems unterbleibt.

Es würde zu weit führen, den Beziehungen der Entwicklungsdauer der Hauptwurzel zu der Lebensweise im einzelnen nachzugehen, da dies auf das vielgestaltige Gebiet der Lehre von der Sproßfolge führen müßte [2]). Es genügt, betont zu haben, daß sie zusammenhängt mit der Gesamtökonomie der Pflanze; die Beziehungen im einzelnen bedürfen vielfach noch der Aufklärung.

Art der Wurzelentstehung. Neue Wurzeln entstehen gewöhnlich endogen, sie haben also die peripherischen Gewebe des Mutterorganes zu durchbrechen, was aber erst geschieht, wenn die junge Wurzel, die unter dem Schutze älterer Gewebe angelegt wurde, hinreichend erstarkt ist. Indes ist die endogene Anlegung keine ausnahmslose. Exogen bilden sich z. B. nach Warming [3]) die Wurzeln am Stamme von Neottia nidus avis. Diese werden angelegt in der dritten und vierten Periblemlage, während aus der ersten und zweiten, wie es scheint, die Wurzelhaube hervorgeht. Die Epidermis funktioniert eine Zeitlang als deren äußerste Schicht und stirbt dann ab [4]). Exogen entstehen ferner nach

---

[1]) Ähnlich verhalten sich wahrscheinlich andere auf Sumpfboden wachsende, durch ein flachstehendes Wurzelsytem ausgezeichnete Pflanzen, wie Taxodium distichum u. a.

[2]) Vgl. z. B. Warming, Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Aftryck af naturhistorisk forenings festskrift, Kjobenhaven 1884.

[3]) Warming, Om rödderne hos Neottia nidus avis L. Vidensk. Medd. fra den naturhist. For. i. Kjobenhavn 1874, No. 1—2.

[4]) Es erfolgt dies nach Warming's Fig. 9, Taf. IV a. a. O., so früh, zu einer Zeit, wo die Wurzel noch ein kleiner Höcker ist, daß man aus diesem Grunde hier die endogene Entstehung der Wurzel durch die Annahme retten könnte, die Epidermis nehme an der Wurzelbildung keinen Anteil, sondern würde von der Wurzelanlage nur gedehnt, bis sie abstirbt, also sehr allmählich durchbrochen.

HANSEN[1]) die Wurzeln an der Basis der Adventivsprosse und die Adventivwurzeln in den Blattachseln von Cardamine pratensis, Nasturtium officinale und silvestre, während die Adventivwurzeln anderer Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Veronica Beccabunga, Polygonum amphibium, Ranunculus fluitans) in der gewöhnlichen Weise endogen angelegt werden.

Entstehungsort a) der Seitenwurzeln an der Hauptwurzel[2]). Dieser unten zu erwähnende ist ein fest bestimmter. Sehen wir ab von den Wurzelgabelungen (vgl. p. 1270), so findet die Anlegung von Nebenwurzeln immer statt am Umfang des axilen Gefäßbündelkörpers der Wurzel („des Pleroms"). Derselbe ist umgeben von einer meist einfachen Gewebsschicht, dem Pericykel, welchem nach außen die innerste Rinden- (Periblem-)schicht angrenzt, die gewöhnlich als „Schutzscheide" oder Endodermis eine eigenartige Ausbildung erfährt. In diesem Pericykel werden bei den Samenpflanzen die Seitenwurzeln angelegt (bei den Gefäßkryptogamen dagegen in der innersten Rindenschicht). Und zwar geht die Wurzelanlage bei den Samenpflanzen stets aus einer Mehrzahl von Zellen hervor. Diese Zellgruppe des Pericykels liegt bei den Pflanzen, welche mehr als zwei Gefäßgruppen haben, mit Ausnahme der Gramineen, Cyperaceen und einiger weniger Dikotylenfamilien einer der Gefäßgruppen des axilen Stranges gegenüber (Fig. 1231). Darauf beruht es, daß man die Seitenwurzeln gewöhnlich in so viele Längsreihen angeordnet findet, als der Wurzelgefäßstrang Gefäßgruppen besitzt. Bei Wurzeln mit diarchen Bündeln finden sich (nach VAN TIEGHEM) vier Seitenwurzelreihen, sie entspringen in den Zwischenräumen, welche die Gefäßgruppen von den zwei mit ihnen gekreuzt stehenden Siebröhrengruppen trennen.

Die Einzelheiten der Entstehungsgeschichte seien hier übergangen. Die Seitenwurzeln durchbrechen die Rindenschichten der Hauptwurzel relativ spät. Die Wurzeln von Nuphar z. B. findet man auf eine Strecke von 10 und mehr Zentimeter oberhalb der Wurzelspitze frei von Nebenwurzeln. Die erste Bildung der Wurzelanlagen findet in den von NÄGELI und LEITGEB untersuchten Fällen nahe an der Scheitelregion der Wurzel statt, zu einer Zeit, wo die für die ersten Gefäße bestimmten Zellen sich noch nicht von den übrigen unterscheiden lassen. Für Polygonum Fagopyrum gibt JANCZEWSKI an, daß die Nebenwurzeln nahe dem Wurzelvegetationspunkt in dem noch von der Wurzelhaube bedeckten Gewebe entstehen, das noch keine verholzten Gefäße besitzt. Auch bei Pistia entstehen die Nebenwurzeln einem noch nicht verholzten Gefäße gegenüber. Jedenfalls sind zur Zeit der Nebenwurzelanlegung die Zellen des Rindengewebes der Wurzel vielfach schon in den Dauerzustand übergegangen und sind zwischen ihnen Intercellularräume aufgetreten. Die Zellen aber, welche den Nebenwurzeln ihren Ursprung geben, leiten sich offenbar von dem terminalen embryonalen Gewebe ab.

Das späte Hervortreten der Seitenwurzeln möchte ich als eine mit den Lebensbedingungen in Beziehung stehende Erscheinung betrachten. Eine frühzeitige Nebenwurzelbildung müßte das Vordringen der Hauptwurzel im Boden hindern, diese Hauptwurzel bahnt sozusagen zuerst den Weg und befestigt sich mit ihren Wurzelhaaren, und erst wenn die normale Weiterentwicklung des Wurzelsystems gesichert ist, brechen die Seitenwurzeln hervor.

Bei manchen Pflanzen, namentlich solchen, die auf feuchtem Boden wachsen oder deren Wurzeln verhältnismäßig nur kurze Zeit funktionieren,

---

[1]) HANSEN, Vgl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Abh. der Senckenb. Ges., 12. Bd., p. 159.

[2]) VAN TIEGHEM et DOULIOT, Recherches compar. sur l'origine que des membres endogènes, Ann. des sci. nat., 7. série, t. 18 (1888). RYWOSCH, Unters. über die Entwicklungsgesch. der Seitenwurzeln bei Monokotylen. Zeitschr. f. Botanik, I, 1909.

unterbleibt übrigens die Verzweigung ganz und gar. So bei einer Anzahl Monokotylen (Arum maculatum, Colchicum autumnale, Gagea lutea, Leucojum vernum, Ophrydeen)[1]; ebenso sind die unten zu besprechenden „Haftwurzeln“ meist unverzweigt.

b) Sproßbürtige (Adventiv-)Wurzeln. Die Sprosse verhalten sich betreffs der Fähigkeit, Wurzeln hervorzubringen, außerordentlich verschieden. Bei manchen einjährigen krautigen Samenpflanzen ist diese Fähigkeit offenbar gar nicht vorhanden, während andere, sowohl kriechende als aufrecht wachsende Sprosse Wurzeln schon nahe dem Vegetationspunkte anlegen. Betreffs des Ortes der Anlegung sei erwähnt, daß nach VAN TIEGHEM und DOULIOT die Verhältnisse, wie sie bei der Entstehung der Wurzelverzweigung vorliegen, wiederkehren, also die sproßbürtigen Wurzeln bei den Samenpflanzen im „Pericykel“ entstehen, was aber auf die oben erwähnten exogen angelegten Wurzeln keine Anwendung finden kann. Das Rindengewebe trägt zu ihrer Bildung gar nichts bei oder umgibt sie mit einer Wurzeltasche (*Wt* Fig. 1231), welche bei Durchdringen durch das Gewebe von Nutzen ist, wenn es sich auch nicht überall um dessen „Verdauung“ handeln wird. Je nach der früheren oder späteren Anlegung ergeben sich Verschiedenheiten, die organographisch von geringem Interesse sind. Nicht alle sproßbürtigen Wurzelanlagen gelangen übrigens zur Entfaltung, manche bleiben lange Zeit, oft für immer als „latente“ Anlagen stehen.

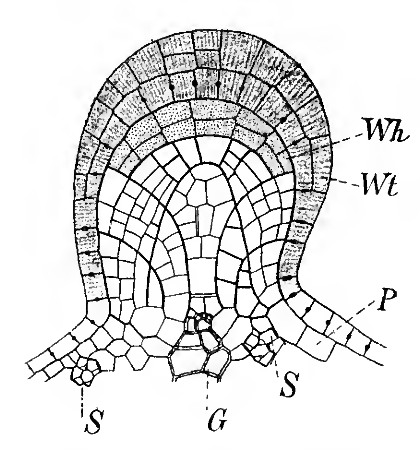


Fig. 1231. Schematischer Längsschnitt durch eine junge Nebenwurzelanlage einer monokotylen Pflanze. *Wt* Wurzeltasche (aus der Endodermis der Hauptwurzel hervorgegangen). *P* Pericykel. *S* Siebteile. *G* ein Gefäßteil der Hauptwurzel. *Wh* Wurzelhaube der Nebenwurzel.

So findet man bei den z. B. Weiden unter der Rinde latente Wurzelanlagen, namentlich zu beiden Seiten der Achselknospen einzeln oder wie bei Salix vitellina, pruinosa u. a. zu mehreren. Diese Wurzelanlagen entwickeln sich an den Weidenstecklingen, während der normalen Vegetation aber nur höchst selten. Über die Zeit ihrer Anlegung ist nichts bekannt, wahrscheinlich erfolgt sie schon früh, wenigstens gibt VOECHTING für 3—4 Monate alte Zweige von Sal. viminalis, pruinosa u. a. ihr Vorhandensein an. Wahrscheinlich finden sie sich auch noch bei andern Holzpflanzen (betr. Equisetum vgl. p. 1017). Daß gerade Pflanzen feuchter Standorte sich durch besonderen Reichtum an sproßbürtigen Wurzeln auszeichnen, wird man wohl kaum als eine spezifische Anpassung auffassen können. Ähnlich wie in einem luftfeuchten Raum vielfach an Sprossen Wurzeln sich entwickeln, von denen bei Trockenkultur nichts zu sehen ist, dürfte die reichliche Wurzelbildung auch bei den genannten Pflanzen mit den Standortsverhältnissen in Beziehung stehen. Damit ist nicht gesagt daß diese die Wurzelbildung unmittelbar bedingen. Aber für xerophile Pflanzen sind mir keine derartigen Fälle bekannt. Daß hygrophile Ausbildung nicht stets die Wurzelbildung zu befördern braucht, zeigen ohne weiteres die wurzellosen schwimmenden oder untergetaucht lebenden Wasserpflanzen wie Wolffia, Ceratophyllum, Utricularia u. a.

[1]) Vgl. RIMBACH, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1899, p. 29. Vermutlich werden auch solche Wurzeln bei Entfernung der Wurzelspitze Verzweigung aufweisen.

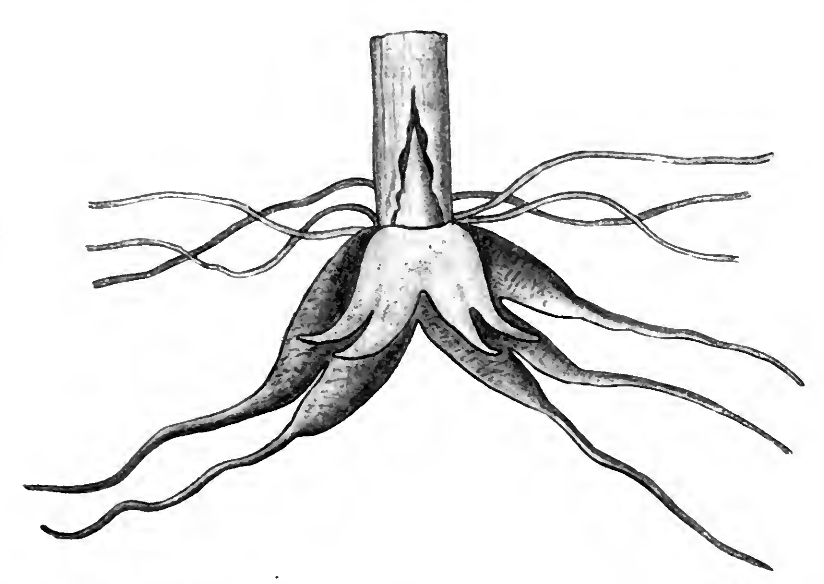


Fig. 1232. (Nach SCHENCK.) Orchis latifolia, unterer Teil einer Pflanze im Mai. Außer einigen gewöhnlichen Erdwurzeln sind zwei handförmig geteilte Knollen, eine alte (größere, an der Basis des blühenden Sprosses) und eine jüngere (mit der Knospe für den nächstjährigen Sproß) vorhanden. Letztere hat das Deckblatt gesprengt.

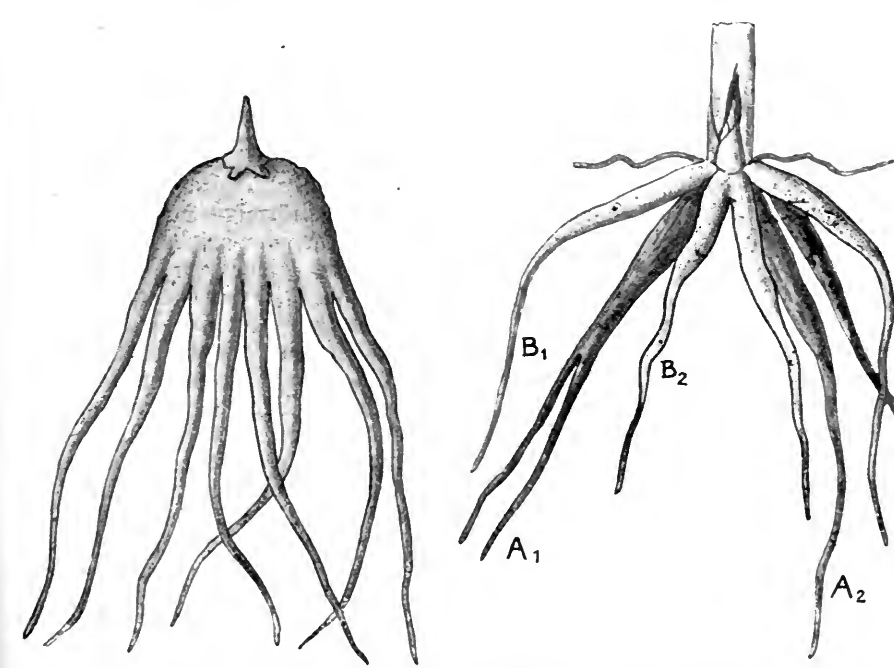


Fig. 1233. (Nach SCHENCK.) Gymnadenia conopea. Junge handförmig geteilte Knolle mit Knospe im Juli.

Fig. 1234. (Nach SCHENCK.) Gymnadenia albida mit zwei besonders tief geteilten Knollen. A_1—A_3 Teile der alten B_1—B_3 der jungen Knolle.

§ 8. Abnorme Verzweigung bei Wurzeln.

Ausnahmsweise kann bei den Wurzeln der Samenpflanzen, wie p. 104 hervorgehoben wurde, auch eine andere Verzweigungsart, die Gabelung auftreten. Es geschieht dies einmal bei solchen Wurzeln, welche von Pilzen oder Bakterien bewohnt sind und außerdem bei anderen Pflanzen spontan.

a) Von ersteren seien genannt die Mykorrhizen an einigen Coniferen, die von Alnus und die unten noch zu besprechenden Luftwurzeln einiger Cycadeen.

Bei den Mykorrhizen liegen die — übrigens keineswegs bei allen auftretenden — Gabelungen nicht in ein und derselben Ebene. So bei Pinus silvestris, P. Strobus, P. Cembra u. a. Da die nicht verpilzten Wurzeln normal verzweigt sind, kann über die Beeinflussung der Verzweigung durch die wurzelbewohnenden Pilze kein Zweifel sein.

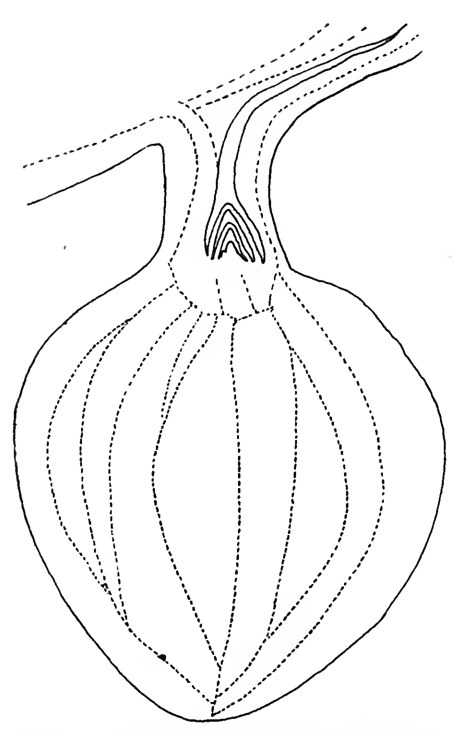


Fig. 1235. (Nach Stojanow.) Anordnung der Stelen in einer Knolle von Orchis Morio. Die Knolle ist eiförmig und unverzweigt.

b) Von den „spontan“ auftretenden nicht endogenen Verzweigungen seien abgesehen von gelegentlich auftretenden Verbänderungen[1]) namentlich die Wurzelknollen[2]) einer Anzahl von Erdorchideen genannt. Viele Erdorchideen besitzen zu Reservestoffbehältern umgebildete unverzweigte Wurzeln. Entweder weisen diese noch zylindrische Gestalt auf wie z. B. bei Spiranthes oder sie sind eiförmig. Bei Platanthera ist deutlich zu erkennen, daß die eiförmige Knolle aus einer örtlichen stärkeren Anschwellung einer ursprünglich zylindrischen Wurzel entstanden ist. Andere Orchideen (Gymnadenia-Arten, Orchis latifolia, mascula u. a.) besitzen verzweigte, handförmige Knollen. Diese sind durch Teilung des Vegetationspunktes der Wurzel entstanden.

Man hat die Orchideenknollen auf Grund anatomischer Eigentümlichkeiten (sie sind „polystel“ vgl. Fig. 1235) früher als durch „Verwachsung“ eines ganzen Bündels von Wurzeln entstanden betrachtet. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß hier (wie auch sonst) die einseitige Verwertung der Anatomie auf einen Irrweg geführt hat[3]): die

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei Schenck, Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln. Flora 111/112 (1918) p. 503 ff.

[2]) Daß die Wurzelknollen der Orchideen nicht durch Verwachsung zustandekommen, wurde schon p. 104 hervorgehoben.

[3]) N. Stojanow, Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen. Flora 109 (1917), p. 1.

Knollen entsprechen nicht einer Vielzahl von Wurzeln, sondern einzelnen Wurzeln, deren anatomischer Bau in Verbindung mit ihrer Gestaltveränderung sich geändert hat. Sie sind, wenn sie ausgewachsen sind, bedeutend größer als die — unscheinbar auf ihrer Spitze stehende — Knospe, an der sie ursprünglich als umgebildete Seitenwurzel entsprangen. Wir können wohl folgende Schritte der Umbildung annehmen: 1. Fleischige Verdickung einer langgestreckten Wurzel, verbunden mit einer Spaltung des Leitbündelzylinders, 2. Verkürzung dieser Wurzel zu einer (meist eiförmigen) Knolle, 3. Verzweigung des Knollenscheitels. Selbstverständlich braucht nicht jede handförmig geteilte Knolle alle diese Schritte durchlaufen zu haben.

Die Verzweigung erfolgt durch Teilung des Vegetationspunktes die wenigstens in manchen Fällen (vgl. Fig. 1232) deutlich sich als eine einoder mehrmalige Gabelung erweist, eine Gabelung, die gelegentlich auch an nicht zu Knollen umgebildeten Orchideenwurzeln auftritt. — Man kann, wie H. SCHENCK dies tat, die handförmig geteilten Orchideenknollen mit Verbänderungen (Fasziationen) vergleichen, welche als Abnormitäten auch an Wurzeln anderer Pflanzen auftreten können. Bezüglich der Frage, ob man die erwähnten Wurzelgabelungen als „Rückschlag" auffassen kann, sei auf das früher (p. 104) Gesagte verwiesen.

§ 9. Entwicklungsperiode der Wurzeln[1].

Bei Pflanzen mit periodisch unterbrochener Vegetation ist natürlich auch die Entwicklung der Wurzeln auf bestimmte Zeit verteilt und zwar läßt sich im allgemeinen sagen, daß die Entwicklung der Wurzeln der der oberirdischen Pflanzenteile vorauszueilen pflegt, eine Tatsache, die ja schon bei den meisten Keimpflanzen deutlich hervortritt und deren biologische Bedeutung selbstverständlich ist.

Scharf ausgeprägt ist die Periodizität der Wurzelentwicklung, namentlich bei Zwiebel- und Knollenpflanzen, da bei ihnen die Wurzelbildung meist auf einen kurzen Zeitraum beschränkt ist.

Bei Ranunculus Ficaria werden die Wurzeln (die nötige Feuchtigkeit usw. vorausgesetzt) schon Ende Juni angelegt, an den Zwiebeln von Fritillaria imperialis im August, die Mehrzahl der anderen Zwiebelpflanzen dürfte die Wurzeln gleichfalls im Herbst vor dem Austreiben entwickeln. Tulipa silvestris z. B.[1]) treibt im September 20—30 fadenförmige Wurzeln ohne Wurzelhaare, im Juni sterben sie (wie auch die oberirdischen Teile) ab. Eine längere Dauer der Wurzeln bei Zwiebelpflanzen dürfte sich nur bei solchen finden, die, wie Leucojum vernum, dauernd feuchte Standorte bewohnen, hier leben die Wurzeln 2—3 Jahre.

Auf verschiedene Zeitpunkte verteilt ist die Wurzelbildung bei solchen Zwiebel- und Knollenpflanzen, wo es sich um Wurzeln verschiedener Funktion handelt (vgl. p. 1265). Die „Nährwurzeln" der Crocusknollen (Fig. 1230) z. B. entstehen im Herbst, die „Zugwurzeln" im Frühling, wenn die neue Knolle fertig ist.

Bei den Bäumen lassen sich[2]) im allgemeinen zwei Perioden der

[1]) Vgl. RESA, Periode der Wurzelbildung. Dissert. Bonn 1877. HÄMMERLE, Über die Periodizität des Wurzelwachstums bei Acer pseudoplatanus in FÜNFSTÜCK, Beitr. zur wissensch. Bot. IV, 149. Verschiedene Arbeiten RIMBACH's, ferner: MENKO PLAUT, Über die morpholog. und mikroskop. Merkmale der Periodizität der Wurzel etc., Festschrift für die Feier der kgl. württ. landwirtsch. Hochschule Hohenheim (1919?).

[2]) BÜSGEN fand bei den von ihm untersuchten Bäumen (Fraxinus, Betula, Fagus, Alnus, Quercus, Acer), daß die meisten Wurzeln im Juni und Oktober im Wachstum

Wurzelbildung unterscheiden: die eine im Herbst, die andere im Frühjahr, vor dem Austreiben der Blätter. Beide sind durch winterlichen Stillstand getrennt, der wohl als eine von äußeren Faktoren z. B. das Sinken der Temperatur direkt veranlaßte Ruheperiode. zu betrachten ist. Bei mildem Wetter findet auch im Winter offenbar Entwicklung und Wachstum von Wurzeln statt. Bei Tilia europaea z. B. findet im August, September und Oktober eine fortwährende Ausbildung des Wurzelsystems statt, die Kälte unterbricht sie. Im Dezember waren (in einem speziellen Falle), entsprechend dem milden Winter, wieder neue Wurzeln erschienen. Die Periode stärksten Wachstums fiel in den April, vor dem Austreiben der Sprosse. Nicht alle Bäume verhalten sich aber gleich, bei der Eiche z. B. findet im Frühjahr kein starkes Wurzelwachstum statt, erst im Juni zeigen sich neue Wurzelfasern, und die Perioden stärksten Wachstums fallen in den Oktober. Offenbar stehen die Differenzen (soweit sie sich als konstant erweisen sollten) in engster Beziehung zur Gesamtökonomie jeder Pflanze; aber gerade über das Zusammenwirken der einzelnen Organe sind wir nur sehr unvollständig unterrichtet.

An den ruhenden Wurzeln treten bei manchen Pflanzen namentlich in der Wurzelhaube eigentümliche anatomische Veränderungen auf, die mit dem wenig glücklichen Namen der „Metakutisierung“ bezeichnet worden sind und einen wirksamen Abschluß der Wurzelspitze nach außen bedingen. Es sei auf die Literatur, namentlich die Plaut'sche Arbeit bezüglich der Einzelheiten verwiesen.

§ 10. Verschiedene Ausbildung der Glieder des normalen (Erdwurzel-)Systems.

Die Ausbildung der Glieder des Wurzelsystems und ihr Verhalten äußeren Faktoren gegenüber ist je nach ihrer Stellung im System verschieden. Die morphologischen Differenzen sind ähnliche, wie wir sie bei Lang- und Kurztrieben, auch bei niederen Pflanzen erwähnt haben: wenn wir uns Fig. 147 mit der Spitze nach unten gekehrt und die Zellwände wegdenken, würden wir ein einigermaßen zutreffendes Bild eines Wurzelsystems erhalten, bei dem freilich, wie wir sahen, die Verweigung nicht so nahe zu der Spitze reicht. Die Glieder werden also im allgemeinen um so weniger kräftig ausgebildet, je höherer Ordnung sie sind, was sich auch in ihrem anatomischen Bau ausspricht, bei ausdauernden Pflanzen auch in der kürzeren Lebensdauer der „Saugwürzelchen“, über welche übrigens auffallend wenig exakte Untersuchungen vorliegen.

Sind die Verschiedenheiten der einzelnen Glieder eines Wurzelsystems nur quantitative oder auch qualitative? Die Beantwortung dieser Frage ist nicht so einfach, als man glauben könnte. Denn es ist nicht leicht quantitative und qualitative Unterschiede voneinander scharf zu trennen. So haben die Wurzeln von Pontederia crassipes, welche in das Wasser hinabhängen, normal nur einfache unverzweigte Seitenwurzeln von $^1/_2$—1 cm Länge. Wenn man aber an einer jungen noch unverzweigten Wurzel die Spitze entfernt, bilden sich mehrere l a n g e, v e r z w e i g t e Seitenwurzeln in der Nähe der entfernten Spitze aus. Man kann darüber verschiedener Meinung sein, ob hier eine quantitative oder qualitative Änderung stattgefunden hat. Jedenfalls aber wird man sagen können, daß

---

begriffen sind. Es treten aber bei einer und derselben Art große Verschiedenheiten auf (M. Büsgen, Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln, Allg. Forst- und Jagdzeitung 1901.

die Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Gliedern eines Wurzelsystems eine weniger tiefgreifende ist, als bei den Sprossen und Blättern.

Einige Beispiele mögen sie erläutern, um so mehr, als die Erörterung dieser Arbeitsteilung auch die Grundlage bilden muß zur Entscheidung der Frage, wie man sich z. B. das Zustandekommen der Arbeitsteilung zwischen „Nährwurzeln“ und „Haftwurzeln“ bei manchen Kletterpflanzen zu denken hat. Da Nährwurzeln und Haftwurzeln namentlich bei epiphytisch wachsenden Aroideen sich auffallend voneinander unterscheiden, wähle ich auch zur Besprechung des Unterschiedes zwischen Hauptwurzeln und Nebenwurzeln zwei Aroideenwurzeln aus.

In Fig. 1236 ist bei derselben Vergrößerung abgebildet ein Querschnitt durch eine Haupt- und eine Nebenwurzel von zwei Aroideen. Man sieht zunächst, daß das Verhältnis von Wurzelrinde und Zentralzylinder bei beiden verschieden ist. In der Hauptwurzel ist die Wurzelrinde relativ viel mehr entwickelt als in der Seitenwurzel; sie kann zur Aufspeicherung von Reservestoffen usw. dienen. Ungemein verschieden ist auch die Zahl der Leitbündel im Zentralzylinder und ihre Ausbildung: in der Hauptwurzel finden wir bei Xanthosoma 16, in der Seitenwurzel nur 4. Die Größenverhältnisse der Gefäßteile gehen aus der Abbildung hervor. Die Verschiedenheiten in der Ausbildung der Endodermis usw. mögen unerwähnt bleiben. Bei Raphidophora decursiva (Fig. 1236 rechts(treffen wir ähnliche Verschiedenheiten: die Zahl der Leitbündel beträgt (in dem untersuchten Falle) 28 : 5. Es tritt auch besonders deutlich hervor, daß das zentrale „Verbindungsgewebe“ im Zentralzylinder der Hauptwurzel viel mehr entwickelt ist, als das in den Seitenwurzeln.

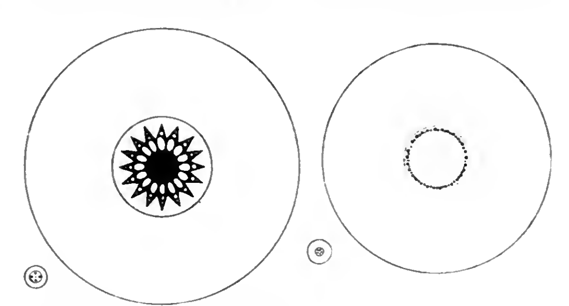


Fig. 1236. Links Xanthosoma robustum, Querschnitt durch eine Hauptwurzel mit 16 und eine Seitenwurzel mit 4 Gefäßteilen, rechts Raphidophora decursiva, Hauptwurzel mit 28, Seitenwurzel mit 5 Gefäß- (und Sieb-)teilen. Beide jeweils bei gleicher Vergr.

Wenn Tschirch[1]) bei Dikotylen eine „Heterorhizie“ aufgefunden zu haben glaubte, derart, daß Wurzeln verschiedenen Baues und verschiedener Funktion bei dikotylen Pflanzen vorhanden seien, namentlich „Ernährungswurzeln“ und „Befestigungswurzeln“[2]), so hat sich diese Unterscheidung nicht durchführen lassen. Nicht nur gibt es zwischen diesen Wurzel-„typen“ alle Übergänge — vielfach handelt es sich auch nur um Altersunterschiede. Auch ist — was freilich wenig untersucht ist, — der Bau der Wurzeln von Keimpflanzen oft ein anderer, als der der späteren; es gibt auch bei den Wurzeln „Jugendstadien“ und „Folgestadien“. So fand ich z. B. bei den Keimlingswurzeln von Anthurium ellipticum nur ein 1—2schichtiges „Velamen“, bei den später auftretenden ein 5—6schichtiges. Ähnlich verhalten sich andere Pflanzen mit Velamen, z. B. Clivia[3]).

---

[1]) A. Tschirch, Über die Heterorhizie bei Dikotylen. Flora 94 (1905) p. 69.

[2]) Es dürfte diese Annahme nahe gelegt worden sein, durch die bei manchen tropischen Kletterpflanzen vorhandene Arbeitsteilung zwischen Haftwurzeln und Nährwurzeln, die weiter zu besprechen sein wird.

[3]) Vgl. Goebel, Erdwurzeln mit Velamen. Flora 115 (1921).

Dasselbe gilt auch für den Bau des Zentralzylinders und anderes. Doch ist es nur ein „mehr oder weniger“ in der anatomischen Ausbildung.

Auch bei den Holzpflanzen, bei welchen v. ALTEN [1]) qualitative Unterschiede der Wurzeln höherer Ordnung von denen niederer Ordnung annimmt, dürfte es sich im wesentlichen um quantitative handeln.

Daß die Seitenwurzeln — wie ich annehmen möchte infolge der Beeinflussung durch die Hauptwurzel — andere physiologische Eigenschaften haben als die Hauptwurzeln, ergibt sich schon aus ihrer Richtung.

Es ist seit den klassischen Untersuchungen von SACHS bekannt, daß die gesetzmäßige Ausbreitung des Wurzelsystems im Boden bedingt wird durch die verschiedene geotropische Reaktionsfähigkeit [2]) der Wurzeln verschiedener Ordnung: die Hauptwurzeln sind positiv geotropisch, die Nebenwurzeln erster Ordnung besitzen einen „geotropischen Eigenwinkel“ [3]), der je nach ihrem Ursprungsort verschieden ist (bei den oberen, der Wurzelbasis nahestehenden nähert er sich meist *R*, bei den weiter unten stehenden wird er kleiner). Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung, welche aus denen erster Ordnung entspringen, sind dagegen überhaupt nicht geotropisch, sie wachsen aus ihren Mutterwurzeln geradlinig hervor, ohne geotropische Krümmungen zu zeigen. Daß eine Anzahl davon unter gewöhnlichen Umständen nicht über den Boden herauswächst, ist darin begründet, daß die Luft zu trocken für sie ist; in künstlich feucht gehaltener Luft können namentlich bei Monokotylen zahlreiche dünne Wurzelfäden aus der Erdoberfläche hervorwachsen [4]), eine Tatsache, die wegen der unten zu erwähnenden Atemwurzeln von Interesse ist. Es soll dort auch gezeigt werden, daß es unter bestimmten Verhältnissen negativ geotropische Wurzeln gibt, (die bei Erdwurzeln bis jetzt nicht bekannt sind: es wäre aber möglich, daß auch hier negativ geotropische Wurzeln sich finden, deren Vorhandensein nur für gewöhnlich nicht zutage tritt) und ebenso Wurzeln, die sich der geotropischen Reizbarkeit ganz entledigt haben. Jedenfalls sehen wir schon bei den Erdwurzeln, daß die geotropische Reizbarkeit für die normale Funktion des Wurzelsystems von großer Bedeutung ist. Im übrigen kann die Gestalt des Wurzelsystems eine recht verschiedene werden dadurch, daß dessen Glieder sich späterhin verschieden stark weiterentwickeln. Es sei nur erinnert an die Typen der „Flachwurzler“, bei denen die obersten Seitenwurzeln sich besonders stark entwickeln und verzweigen, z. B. Picea excelsa, während die ursprüngliche Hauptwurzel zurückbleibt, und die „Tiefwurzler“, bei denen die Hauptwurzel in beträchtliche Bodentiefen dringt.

Für die Holzpflanzen hat BÜSGEN [5]) zwei Typen des Wurzelsystems unterschieden, den extensiven und den intensiven.

Ersterer unter den europäischen Bäumen, z. B. bei Fraxinus excelsior ausgebildet, ist dadurch ausgezeichnet, daß die letzten Endigungen lauter langgestreckte, etwa $^1/_4$—$^1/_2$ mm dicke Zweige darstellen, die einen Unter-

---

[1]) Vgl. v. ALTEN, Wurzelstudien. Bot. Zeitung 1909. FLASKÄMPER, Unters. über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren, nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dikotylen. Flora 101 (1910), p. 181.

[2]) Wie diese zustande kommt, ist hier nicht zu erörtern. Meiner Auffassung nach sind Hauptwurzeln und Seitenwurzeln darin ursprünglich gleich. Die Seitenwurzeln erhalten ihre andere Richtung erst durch Korrelation.

[3]) Die SACHS'schen Untersuchungen beziehen sich auf Keimpflanzen, die Verhältnisse bei in tieferen Bodenschichten wachsenden Wurzeln können möglicherweise abweichend sein.

[4]) Vgl. SACHS, Über latente Reizbarkeiten. Flora 1893, p. 1 ff.

[5]) M. BÜSGEN, Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora 95 (1905), p. 58 ff.

schied von Mutterwurzeln und Tochterwurzeln kaum erkennen lassen und sich nach allen Seiten hin im Boden ausbreiten. Die Verzweigung ist aber eine verhältnismäßig spärliche. Ein solches Wurzelsystem kann wohl größere Bodenmassen durchwachsen, aber nicht besonders stark ausnützen. Bei Fagus silvatica dagegen sind die Faserwürzelchen dünner und in viel größerer Zahl vorhanden. Es findet also eine intensivere Ausnützung der durchwachsenen Bodenteile statt.

Daß dabei eine Anzahl von Abstufungen auftreten können, braucht kaum bemerkt zu werden.

Besonders bemerkenswert ist das Verhalten des Wurzelsystems mancher Xerophyten. Hier kann zweierlei in Betracht kommen: einerseits die Ausnützung des in tieferen Bodenschichten befindlichen Wassers, andererseits die des (bei spärlichem Regen) nur in die obersten Schichten eindringenden.

Manche Xerophyten (im weitesten Sinne) haben beide, andere nur eine dieser Einrichtungen.

Als Beispiel für erstere sei Oxalis fabifolia (Fig. 1237), eine der zahlreichen der Kapflora angehörigen Oxalis-Arten angeführt. Sie übersteht die Trockenzeit als unterirdische Zwiebel, während die oberirdischen Teile „eingezogen" sind. Die Reservestoffe dieser Zwiebel erlauben die Entwicklung einer tief in den Boden eindringenden Wurzel [1]) und eines über den Boden tretenden Laubsprosses. Aus dessen Sproßachse gehen horizontal streichende „Adventiv"wurzeln hervor, welche die höheren Bodenschichten ausbeuten.

Fig. 1237. Oxalis fabifolia (1/4). Aus der Zwiebel haben sich ein Sproß und zwei sehr tief gehende Wurzeln (an denen oben die Rindenschicht teilweise schon abgestoßen ist) entwickelt. Aus der Basis der Sproßachse sind horizontal stehende Wurzeln entstanden.

Manche Kakteen besitzen der Hauptsache nach nur weithin streichende oberflächliche Wurzeln [2]), während die Hauptwurzel nur als verhältnismäßig kurzes Haftorgan entwickelt ist (Fig. 1238).

Welwitschia mirabilis dagegen hat eine ungemein tiefgehende Hauptwurzel, welche die feuchten Sandschichten erreicht — die Ausbildung von horizontal streichenden Oberflächenwurzeln würde in dem Sandboden des regenarmen Südwestafrika wohl kaum genügen.

Im übrigen kann auf die verschiedene Ausbildung des Wurzelsystems aus räumlichen Gründen hier nicht eingegangen werden. Die Frage, wie weit die verschiedene Ausbildung des Wurzelsystems eine durch innere Gründe gegebene oder durch äußere Umstände beeinflußte ist, ist wenig untersucht. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die spezifischen Unterschiede der einzelnen Pflanzen sich im Wurzelsystem ebenso wie in den oberirdischen Organen ausprägen.

Nur das sei hervorgehoben, daß das Schema des Wurzelsystems, welches uns von der Beobachtung einjähriger Pflanzen her vorschwebt

[1]) An dieser entstehen später Adventivsprosse, die zur vegetativen Vermehrung dienen.

[2]) Vgl. C. A. Cannon, The root habits of desert plants. Carnegie institution of Washington Publication No. 131 (1911).

(Hauptwurzel positiv, Seitenwurzeln 1. Ordnung transversal geotropisch, Seitenwurzeln höherer Ordnung wenig oder nicht geotropisch), nur **eine** der verschiedenen Ausbildungsformen des Wurzelsystems darstellt.

Vielfach finden sich auch bei Erdwurzeln andere Anordnungsverhältnisse, namentlich ein Mangel des Geotropismus. So wachsen bei manchen Rhizomen, deren Wurzeln nicht auf die Unterseite beschränkt sind, die Wurzeln, wenigstens anfangs, nach allen Richtungen hin aus. So z. B. bei

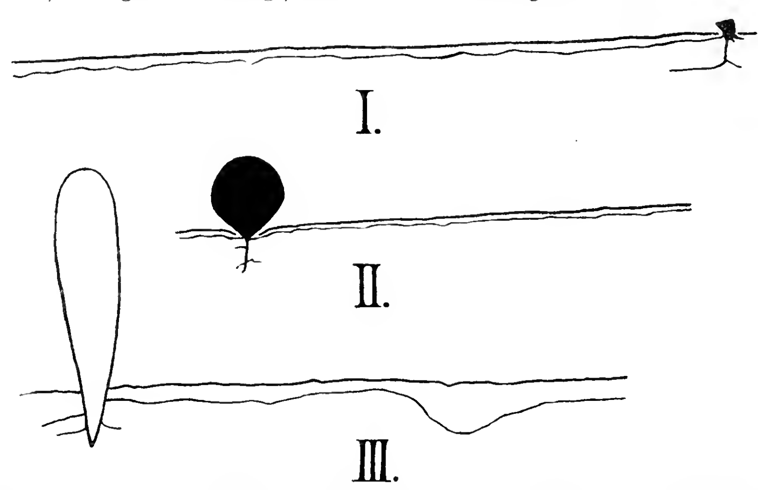


Fig. 1238. Schema der Bewurzelung *I* von Opuntia versicolor, *II* von Echincocactus Wislizeni, *III* von Cereus giganteus. (Nach Cannon.) Der obere Strich bedeutet jeweils die Bodenoberfläche.

Polygonatum, Majanthemum bifolium u. a. Auch die Knollen der Berberidee Leontopodium bilden auf ihrer Oberseite nach beliebigen Richtungen hin wachsende Wurzeln [1]). Carex arenaria — eine typische Sandpflanze — besitzt einerseits unverzweigte, tief in das Substrat eindringende (wahrscheinlich positiv geotropische) Wurzeln, andererseits kurz bleibende, reich verzweigte nach allen Richtungen hin wachsende ageotropische. Die Beziehungen zu den Standortsverhältnissen brauchen nicht hervorgehoben zu werden.

§ 11. Sprofsbildung an Wurzeln.

Als Nebenfunktion tritt bei manchen Wurzeln die Erzeugung von Sprossen („Adventivsprossen") auf. Bei einigen — z. B. bei manchen Podostemaceen — ist diese Nebenfunktion zur Hauptfunktion geworden.

Namentlich unter den Dikotylen gibt es eine große Anzahl von Pflanzen, deren Wurzeln Sprosse erzeugen, und zwar entstehen diese normal endogen, an derselben Stelle, wie eine Seitenwurzel. Vielfach zeigen die Adventivsprosse örtliche Beziehungen zu den Seitenwurzeln, indem sie in der Nähe des Ursprungsortes einer Seitenwurzel auftreten [2]) (z. B. Linaria vulgaris, Solanum Dulcamara, Pyrola). Dadurch wird dem Sproß die Zufuhr von Wasser usw. aus dem Boden auf kürzestem Wege gesichert, ähnlich wie die Stellung der Achselsprosse am Sproß in der Achsel eines Laubblattes

[1]) Vgl. G. Tischler, Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln. Flora 94 (1905), p. 11. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Vgl. Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie, Amsterdam 1886, Deel 25.

nicht nur Schutz gewährt, sondern auch den Bezug der Assimilate des Deckblattes. In anderen Fällen stehen die Adventivsprosse wenigstens in der Nähe von Seitenwurzeln. Unabhängig von diesen entstehen, wie mir scheint, die Adventivsprosse namentlich dann, wenn sie an älteren Wurzelteilen angelegt werden, die schon einen Holzkörper entwickelt haben. Der Ursprungsort liegt bei Pyrus japonica, Rubus, Prunus usw. in den primären Markstrahlen, bei Ailanthus sind sie über die ganze Oberfläche der Mutterwurzel zerstreut. Auch hier ist aber der Ursprungsort kein konstanter: bei Aristolochia Clematitis [1]) ist er nicht im Pericykel, sondern in den Außenschichten der primären Rinde (bez. der Podostemaceen vgl. unten). Die Wurzelknospen von Linaria [2]) sind sogar exogene Bildungen, es kommen also in der Anlegungsweise der Wurzelsprosse ähnliche Schwankungen vor, wie bei den Wurzeln selbst.

Einige ausdauernde Linaria-Arten wie L. vulgaris und L. striata sind auch dadurch eigentümlich, daß bei ihnen der Hauptsproß bald nach der Keimung abstirbt und nun Adventivsprosse — oft in großer Menge — entstehen [3]). Schon bald nach der Keimung entstehen in absteigender Reihenfolge erst am Hypokotyl, dann an der Wurzel Sproßanlagen. Es liegt hier, wie es scheint, ein ähnlicher Fall wie bei den sproßbildenden Podostemaceen vor, bei denen die gewöhnliche (bei der Regeneration zutage tretende) Polarität ganz umgekehrt wird, indem die Sprosse in nach dem Wurzelvegetationspunkt fortschreitender Reihenfolge entstehen.

Schließlich kann die Sproßbildung auch die Wurzel**spitze** erreichen.

Für einige Pteridophyten wurde die Umbildung der Wurzelspitze in eine Sproßspitze (p. 1073) erwähnt. Bei Samenpflanzen ist derselbe Vorgang bis jetzt nur bei Monokotylen: Listera cordata [4]), Neottia nidus avis [5]) und Anthurium longifolium [6]) nachgewiesen, die für Dikotylen gemachten Angaben sind mangels genauerer Untersuchungen ganz unzuverlässig.

Die Umbildung von Wurzeln in Sprosse ist auch bei den Samenpflanzen meiner Ansicht nach nur ein besonders eigentümlicher Einzelfall der häufigen Erscheinung, daß Sprosse an Wurzeln auftreten (vgl p. 326).

Es würde sich also nach dieser Auffassung nur um ein „Hinaufrücken“ der sonst seitlich erfolgenden Sproßbildung bis zur Wurzelspitze handeln.

Ein besonders erwähnenswerter Fall von Sproßbildung an Wurzeln findet sich bei Taeniophyllum-Arten [7]). Bei Taenioph. Reynwani findet sich eine Umwandlung der Wurzelspitze in eine Sproßspitze wie bei Listera cordata und Neottia nidus avis. T. proliferum aber ist dadurch merkwürdig, daß an der Wurzelspitze ein Pflänzchen entsteht, das ganz der Gestaltung der Keimpflanze entspricht, also ein „Hypokotyl“ und an dessen Ende einen „Kotyledo“ besitzt — ein Vorgang, der sich wieder-

---

[1]) Nach Beijerinck wird die Epidermis der Wurzel gewöhnlich durch die Knospe durchbohrt, allein bei sehr früh angelegten Knospen ist die Epidermis der Mutterrinde ein integrierender Teil der Neubildung (a. a. O. p. 109). Es findet hier also ein Übergang von endogener zu exogener Anlegung statt.

[2]) Eine erneute entwicklungsgeschichtliche Untersuchung wäre erwünscht.

[3]) Der Vorgang ist oft beschrieben worden. Vgl. z. B. Dubard, Plantes à bourgeons radicaux, in Ann. d. sc. nat., 8 sér. 17, p. 189 (die deutsche Literatur ist dort nicht angeführt).

[4]) Brundin, Über Wurzelsprosse bei Listera cordata L. Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 21. Bd., Afd. III. Raunkiaer, De danske blomster planters naturhistorie, Bd. 1. p. 313.

[5]) Warming, Om rödderne hos Neottia nidus avis L. Medd. fra den naturhist. Forening i Kjobnhavn 1874 (daselbst weitere Literatur).

[6]) Goebel, Über Wurzelsprosse bei Anthurium longifolium. Bot. Zeit. 1878, p. 645

[7]) W. Docters van Leeuwen, On the vegetative propagation of two species of Taeniophyllum from Java. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XXXI, p. 46 (1920).

holen kann und eine vegetative Verbreitung der Pflanze ermöglicht. Mir scheint, daß dadurch die früher[1]) gegebene Auffassung der Taeniophyllum-Keimung weiter gestützt wird. Daß eine Pflanze über die Organbildung, wie sie bei der Keimung auftritt, sozusagen nicht mehr hinaus kommt, dafür sind auch Streptocarpus Wendlandi, Monophyllaea und Lemna Beispiele (p. 368, 1254).

§ 12. Besonderen Funktionen angepasste Wurzeln.

Bei einer Anzahl von Pflanzen haben Teile des Wurzelsystems (oder auch das ganze) eine von der gewöhnlicher Erdwurzeln abweichende Funktion erhalten, welche ermöglicht wird durch eine mehr oder minder tiefgreifende Änderung ihrer inneren und äußeren Gestaltung. Eine Reihe von Übergängen führt z. B. von den Erdwurzeln zu den aus der Stengelbasis mancher Monokotylen entspringenden, sich aber bald der Erde zuwendenden Stützwurzeln, die in kleinem Maße z. B. bei Zea Mais, in auffallender Ausbildung in dem Wurzelgestell der Pandaneen und mancher Palmen (Iriartea u. a.) auftreten, ihre merkwürdigste Ausbildung bei den Rhizophoren und manchen Ficus-Arten (wo sie vielfach mit „Stämmen" verwechselt wurden) gefunden haben.

Wenn man diese Stützwurzeln zusammen mit den Nährwurzeln mancher Kletterpflanzen und Epiphyten, den Atemwurzeln mancher Sumpfpflanzen usw. teilweise auch als „Luftwurzeln" bezeichnet hat, so ist damit nur der äußerliche Umstand in den Vordergrund gestellt, daß diese Wurzeln an nicht in der Erde befindlichen Pflanzenteilen entspringen, also eine kürzere oder längere Strecke durch die Luft wachsen müssen, ehe sie den Boden erreichen. Unter sich aber können sie von sehr verschiedener Ausbildung sein. Immerhin haben sie untereinander einige Eigenschaften gemeinsam. Vor allem ist klar, daß derartige Wurzeln nur da vorkommen können, wo sie vor der Gefahr des Austrocknens geschützt sind. Das erklärt ohne weiteres, weshalb Pflanzen mit eigentlichen Luftwurzeln (die Haftwurzeln des Epheu z. B. kann man hierher nicht rechnen, sie liegen normal einem Baumstamm oder Felsen an und wachsen gewöhnlich nicht frei durch die Luft) nur in niederschlagsreichen, luftfeuchten Gebieten vorkommen — in Europa sind sie nicht vertreten. Ausgezeichnet sind die meisten dieser Luftwurzeln dadurch, daß sie unverzweigt bleiben, ehe sie das Substrat erreichen (vgl. die Ausnahmefälle bei den Orchideen). Daß es zweckmäßig ist, das Wachstumsmaterial und die Wachstumsenergie auf die möglichst rasche Herstellung einer Verbindung mit dem Boden zu beschränken, ist klar. In Wirklichkeit unterdrückt das Wachstum der Hauptwurzel das Auftreten von Seitenwurzeln. Diese entstehen wenn die Hauptwurzel, verletzt wird oder in den Boden bzw. in das Wasser gelangt[2]).

Von den Erdwurzeln abweichend verhalten sich manche Luftwurzeln auch bezüglich ihrer Reizbarkeit (Geotropismus u. a.), der Länge ihrer

---

[1]) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen I (Marburg 1889), p. 194 und: Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln. Biol. Centralblatt XXXV (1915), p. 217.

[2]) Vgl. Goebel, Einführung in die exp. Morphologie (1908), p. 170. Selbst für Rhizophora hat sich das bestätigt. Einzelne Autoren hatten hier die Verzweigung der Stützwurzeln vor Erreichen des Substrates für einen normalen Vorgang gehalten, weil es fast regelmäßig stattfindet. Wie Docters van Leeuwen nachwies (Ber. d. D. botan. Gesellsch. 29 (1911), p. 446), werden die Wurzelspitzen aber häufig durch einen Käfer getötet, was dann zur Verzweigung Veranlassung gibt.

wachsenden Region und des Baues ihrer Wurzelhaube. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß sich nicht alle „Luftwurzeln" gleich verhalten.

Als durch eine lange wachsende Region ausgezeichnet sind seit den Untersuchungen von SACHS[1]) schon lange bekannt die „Nährwurzeln" mancher Aroideen und die von Cissus-Arten. Während bei Erdwurzeln die wachsende Region nur wenige mm lang zu sein pflegt, sind bei Aroideen Wachstumszonen von 9 cm (im Mittel 2—5 cm) bekannt[2]).

Bei Cissus pubiflora var. papillosa fand BLAAUW[3]) eine solche von 30—100 cm Länge, der Gesamtzuwachs betrug $4\,^1/_2$—$11\,^1/_2$ cm an einem Tag. Wenn auch im Verhältnis zur Länge der wachsenden Zone der Zuwachs der Luftwurzeln kein bedeutenderer sein mag, als der von Erdwurzeln, so wachsen unter für sie optimalen Bedingungen doch erstere absolut wohl rascher als letztere. SACHS' bzw. LINSBAUER'S abweichende Auffassung[4]) für Aroideennährwurzeln dürfte durch Benützung von Gewächshauspflanzen bedingt sein. Trifft das erstere zu, so würde die Länge der wachsenden Region bei diesen Luftwurzeln als eine Anpassung erscheinen (da sie ein rascheres Erreichen der Erde ermöglicht) — bei einer Erdwurzel wäre sie unzweckmäßig (vgl. p. 1260). Andernfalls könnte man sagen, daß die Länge der wachsenden Region hier zwar nicht unmittelbar nützlich, aber jedenfalls auch nicht schädlich sei. Indes glaube ich, daß die erstere Alternative zutrifft, daß also sowohl das Unterbleiben der Verzweigung als die Länge der wachsenden Region für die Luftwurzeln von Bedeutung sind. Die letztere ist namentlich bei solchen Wurzeln auffallend, welche einen weiten Weg von ihrer Ursprungsstelle bis zum Boden zurückzulegen haben — bei Aroideenluftwurzeln kann dieser 10 m und mehr betragen. Ermöglicht wird das rasche Wachstum dieser Wurzeln durch die bedeutende Materialzufuhr, welche sie von den oberirdischen Teilen aus erhalten. Wie diese Wurzeln es fertig bringen, in den Boden einzudringen, nachdem sie dessen Oberfläche erreicht haben, wurde ja dargelegt. Daß bei manchen Luftwurzeln in den Wurzelhauben eigenartige Zellwandverdickungen auftreten (so bei manchen Orchideenwurzeln und in besonders eigentümlicher Weise denen von Pandanus[5]), bei denen Zonen stark verdickter, verholzter Zellen mit schwach verdickten verkorkten abwechseln) dürfte ebenfalls eine Folge des Wachstums an der Luft sein — vergleichende Beobachtungen über die etwaige Abänderung in der Erde liegen indes, wie es scheint, nicht vor.

Den Luftwurzeln angeschlossen werden mag die Erwähnung der merkwürdigen Wurzelbildung der Velloziaceen, die zunächst den Eindruck „innerer" Wurzeln macht (vgl. p. 1010 und Fig. 1003).

---

[1]) J. SACHS, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. a. d. bot. Inst. in Würzburg I (1874), p. 593.

[2]) Vgl. LINSBAUER. Flora 97 (1907) p. 277.

[3]) C. H BLAAUW, Das Wachstum der Luftwurzeln einer Cissus-Art. Ann. d. jard bot. de Buitenzorg, Vol. XXVI (1912), p. 266. Die Cissuswurzeln waren ohne ausgesprochenen Geo- und Heliotropismus.

[4]) „Die Gesamtzuwachse sind denen von Erdwurzeln ungefähr gleich, und da sie auf eine ungefähr 10mal so lange Strecke verteilt sind, so folgt, daß gleich lange homologe Zonen dieser Luftwurzeln nur ungefähr ein Zehntel des Zuwachses der Erdwurzeln zeigen würden" (SACHS a. a. O. p. 594). SACHS hebt übrigens das Vorläufige seiner Darlegung selbst hervor — es werden Wurzeln von verschiedenen Pflanzen mit verschiedenen Wachstumsbedingungen verglichen. Eigentlich müßte die Frage lauten: wachsen die Erdwurzeln oder die Luftwurzeln ein und derselben Pflanze unter optimalen Bedingungen gleich rasch? Meiner Ansicht nach wird sich ergeben, daß die Luftwurzeln rascher wachsen als die Erdwurzeln.

[5]) Vgl. A. RICHTER, l. i. c.

„Innere Wurzeln“ wurden dort für einige Lycopodium-Arten angeführt. Für scheinbar innere Wurzeln bieten weitaus das auffallendste Beispiel einige brasilianische Vellozia-Arten. Es sind das monokotyle aufrecht wachsende verzweigte Stämmchen mit ledrigen Blättern, die einen langen Scheidenteil und eine abstehende Spreite haben. Die Stämme erreichten bei den von mir beobachteten Arten eine Höhe von etwa 2 m. Sie boten auf den trockenen Höhen von Minas Geraes ein sehr eigenartiges Vegetationsbild [1]). Schneidet man eine Sproßachse durch (was wegen der starken Sklerenchymentwicklung nicht ganz leicht geht), so glaubt man die „Rinde“ außerhalb des „Zentralzylinders“ ganz angefüllt mit Wurzelquerschnitten zu sehen (Fig. 1240). In Wirklichkeit verlaufen die Wurzeln, welche nahe dem Gipfel der Sprosse entspringen, in dem eine Rinde vortäuschenden Mantel von Blattscheiden. Diese bilden eine dichte feste Hülle. Der Durchmesser eines „Scheinstammes“ betrug 5 cm, der des wirklichen 1 cm. Die Wurzeln steigen also nur scheinbar im Innern des Rindengewebes nach abwärts. Es wird so trotz des trockenen Standortes — der ein Vertrocknen äußerlich am Stamme herabwachsender Wurzeln bewirken dürfte — eine ausgiebige Bewurzelung ermöglicht, und damit auch die Verzweigung, d. h. die Oberflächenvergrößerung der Blattkrone trotz mangelnden Dickenwachstums, und der aufrechte Wuchs. Die in ihrem Zentralzylinder viel Sklerenchym führenden Wurzeln erhöhen jedenfalls auch die Biegungsfähigkeit der Stämme. Doch dürfte das kaum

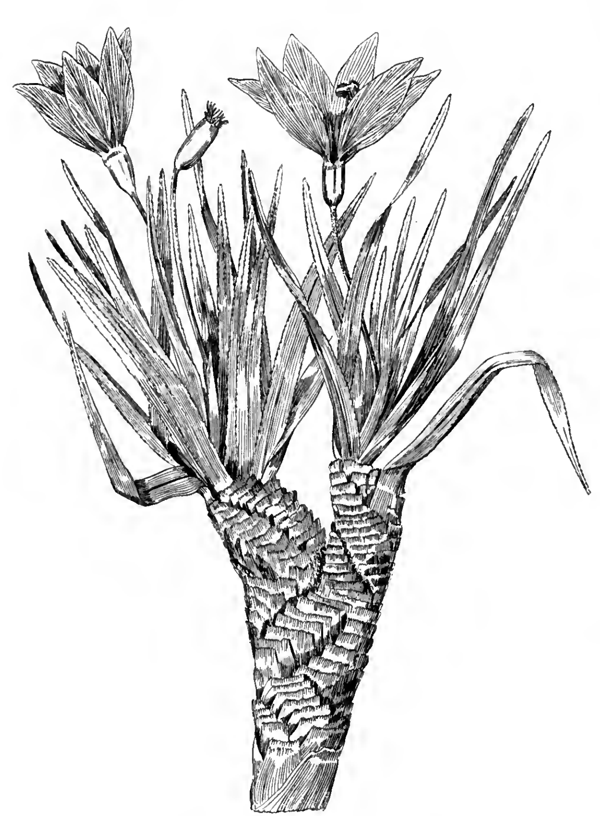


Fig. 1239. Vellozia compacta SEUB. Verkleinertes Habitusbild (nach Flora brasil.). Der Stamm ist unten dicht bedeckt mit den stehengebliebenen Basalteilen der Blätter, in denen die Wurzeln verborgen sind.

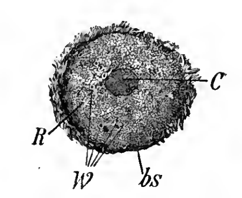


Fig. 1240. Vellozia sp. (Bello Horizonte, Brasil. 1913). Sproßquerschnitt. *C* Sproßachse, umgeben von dichtgedrängten in dem (von stehen gebliebenen Blattscheiden gebildeten) Mantel verlaufenden Wurzeln *W*. *bs* Blattscheidenmantel.

[1]) Zwar möchte ich nicht mit MARTIUS (Flora bras., Vol. I, 1, p. VI) sagen: „At hic nullam videre memini plantae cujusquam formam, quae majori me affecerit laetitia et admiratione, quam miros illos furcillatos caudices liliorum arborescentium, e genere Vellozíarum“ — aber merkwürdig genug sind sie.

von größerer Bedeutung sein, da in der Sproßenachse ohnedies Sklerenchym in so großer Menge auftritt, daß die Ansprüche an Biegungsfestigkeit mehr als gedeckt sind. Man kann die merkwürdigen Velloziawurzeln also als „bedeckte Luftwurzeln“ bezeichnen. Wir sehen, wie eine „xerophile“ Pflanze es ermöglicht, eine Wurzelbildung aufzuweisen, die sonst nur bei hygrophilen Pflanzen vorkommt. Wenn die Velloziastämme nach unten hin dicker werden, so beruht das — wenigstens bei der von mir untersuchten Art — nicht auf sekundärem Dickenwachstum (wie bei Aloe, Dracaena u. a.), sondern darauf, daß die Wurzelhülle aus leicht einzusehenden Gründen unten dicker ist, als oben.

Die Annahme, daß die Wurzeln von Vellozia ohne ihren „Mantel“ leicht vertrocknen würden, bedarf natürlich der experimentellen Prüfung. Ohne Zweifel ist die Widerstandsfähigkeit der Wurzeln gegen Vertrocknen bei den einzelnen Pflanzen eine sehr verschiedene, und nicht überall eine so geringe, wie bei den typischen Erdwurzeln. Cereus nycticallus und C. hamatus, Aloe plicatilis u. a. bilden in Gewächshäusern z. B. oft längere Zeit hindurch fortwachsende Luftwurzeln, während gewöhnliche Erdwurzeln unter diesen Umständen vertrocknen würden. Aber das dürfte an den natürlichen Standorten jener Pflanzen kaum der Fall sein. Die von Aloe sind übrigens auch fleischig und außen an der Wurzelhaube mit einer Haut aus toten Zellen versehen, die als Schutz in Betracht kommt.

§ 13. Negativ geotropische Wurzeln von Sumpf- und Wasserpflanzen.

Daß die merkwürdigen aus dem Schlamm bzw. dem Wasser hervorragenden Gebilde, die man bei manchen Angehörigen der Mangroveformation antrifft, Wurzeln sind, wurde deshalb offenbar lange nicht erkannt, weil es widersinnig schien, daß Wurzeln, die doch sonst in der Erde verborgen sind, über ihr Substrat hervorwachsen könnten. Eine Funktion dieser Wurzeln ist aber trotzdem möglich [1]). Es wurde darauf hingewiesen, daß die Wurzeln von Sumpfpflanzen sich in einem für ihre Atmung ungünstigen Substrate befinden. Sie erhalten Sauerstoff von den oberirdischen Teilen durch die großen, leicht wegsamen Intercellularräume. Wenn sie aber an die Luft tretende Wurzeln bilden, so können diese Sauerstoff auch von außen direkt aufnehmen und so als „Atemwurzeln“ dienen. Diese Annahme wird gestützt nicht nur durch den eigenartigen anatomischen Bau derartiger Wurzeln, sondern auch durch Versuche, welche Karsten und Greshoff angestellt haben [2]).

Als Beispiel sei zunächst die der Mangrovevegetation Südamerikas angehörende Laguncularia racemosa (Fig. 1241) angeführt. Rings um diese, auf schlammigem von der See bespülten Boden wachsende Pflanze erheben sich Hunderte von spargelähnlich aus dem Boden hervortretenden Atemwurzeln („Pneumatophoren“). Sie entspringen den horizontal im Schlamme streichenden Wurzeln. Ähnlich verhalten sich Avicennia und Sonneratia, bei der letztgenannten Myrtaceen-Gattung werden die Atemwurzeln besonders groß.

---

[1]) Goebel, Über die Rhizophorenvegetation. Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Rostock 1886. Über die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. der D. bot. Gesellsch. IV (1886), p. 249 und Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 139.

[2]) Vgl. G. Karsten, Über die Mangrovevegetation im Malayischen Archipel. Bibl. botanica, Heft 22, Kassel 1892.

Für Sonneratia wurde die morphologische Natur der Pneumatophoren später durch WESTERMAIER[1]) in Zweifel gezogen. Er betrachtet sie auf Grund anatomischer Verhältnisse als Organe „sui generis“. Es ist der Vege-

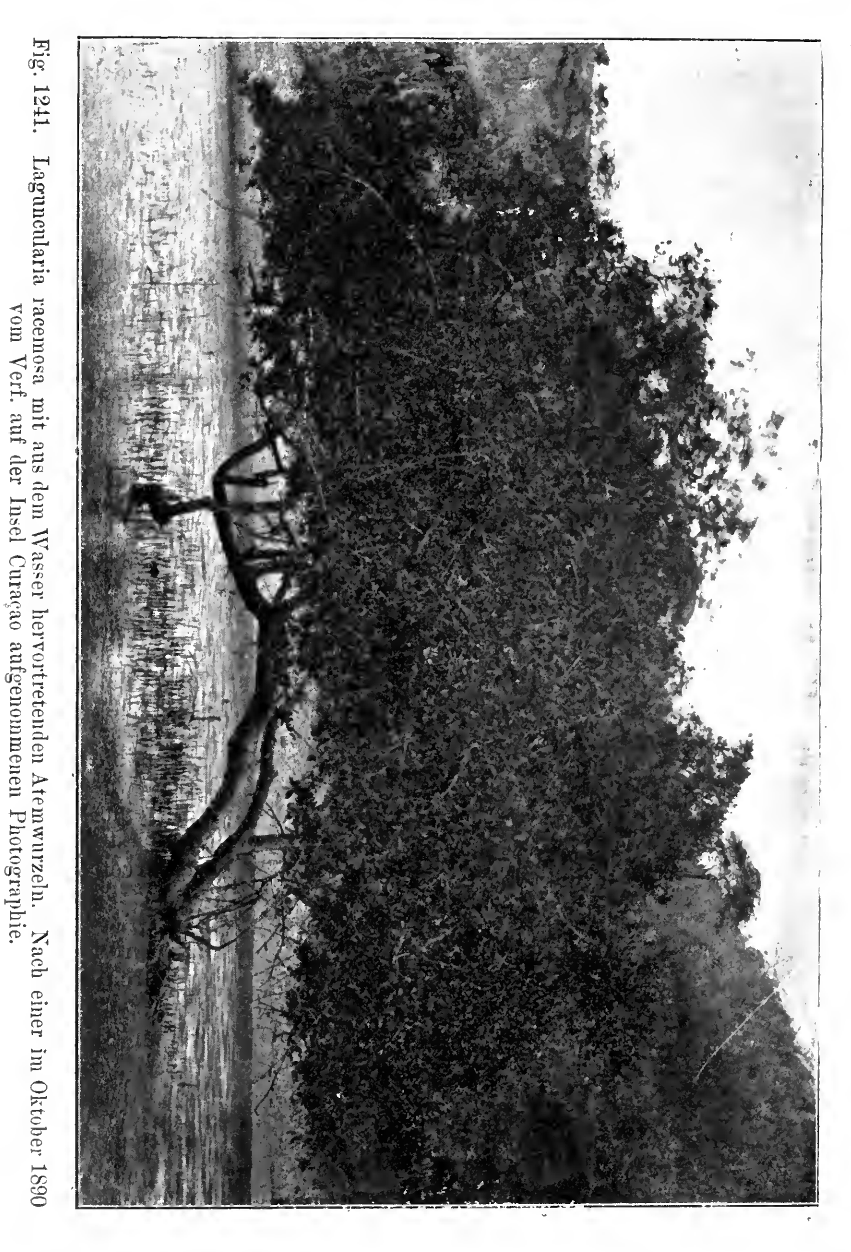


Fig. 1241. Laguncularia racemosa mit aus dem Wasser hervortretenden Atemwurzeln. Nach einer im Oktober 1890 vom Verf. auf der Insel Curaçao aufgenommenen Photographie.

tationspunkt nicht durch eine eigentliche Wurzelhaube, sondern durch einen Korkmantel geschützt. Das ist aber auch sonst der Fall (vgl. das über die Wurzeln der Loranthaceen Gesagte). Indes kennen wir die erste Anlage

[1]) WESTERMAIER, Zur Kenntnis der Pneumatophoren, Freiburg (Schweiz) 1900.

dieser „Pneumatophoren“ nicht, und bis dies der Fall ist, wird sich auch über ihre „morphologische Bedeutung“ wohl nichts Sicheres aussagen lassen. Es wäre möglich, daß die Pneumatophoren auf ähnliche Weise — nur wahrscheinlich früher — entstünden, wie bei Carapa moluccensis, wo das sekundäre Dickenwachstum im oberen Teile der nahe der Schlammoberfläche kriechenden Wurzeln ungleichmäßig ist, so daß horn- oder fingerartige Auswüchse entstehen [1]), die als „Pneumatophoren“ dienen.

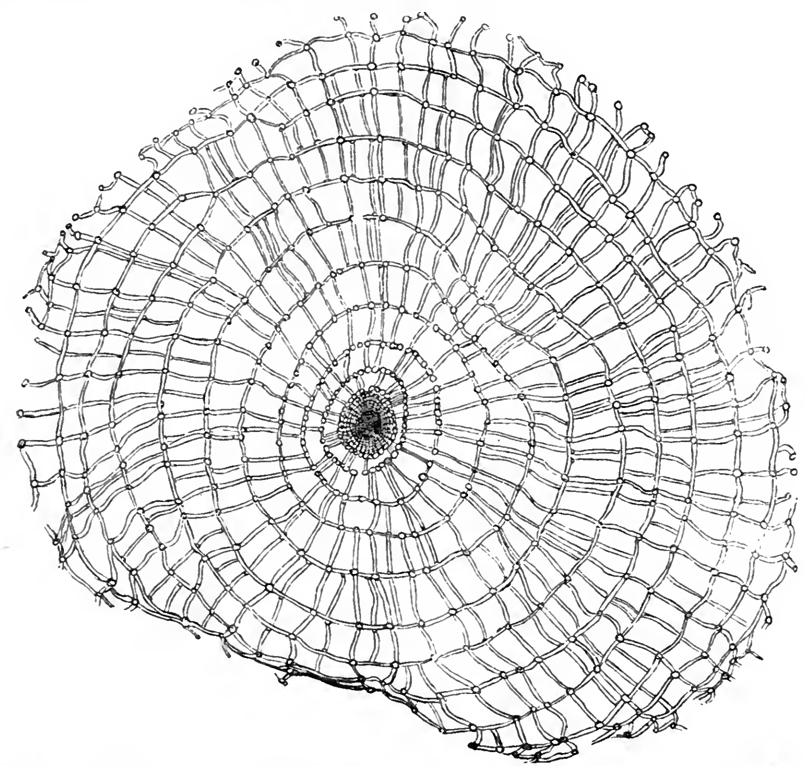


Fig. 1243. Querschnitt durch eine Atemwurzel von Jussiaea repens. In der Mitte der Leitbündelzylinder (schwach entwickelt) außen ein hauptsächlich aus Intercellularräumen bestehendes Gewebe. Etwa 40mal vergr.

Mir ist die Wurzelnatur der oben erwähnten negativ geotropischen Gebilde immer noch am wahrscheinlichsten. Bei Bruguiera finden sich knieartig über den Schlamm hervorragende Wurzelbiegungen, bei Lumnitzera gehen von den horizontal verlaufenden Wurzeln zahlreiche Nebenwurzeln negativ geotropisch in die Höhe, biegen sich dann aber wieder in scharfem Bogen nach abwärts, an der Biegungsstelle bilden sich besonders große Lenticellen (von oft bis 1 cm Durchmesser), welche dem Gasaustausch dienen.

Hierher gehören auch die eigentümlichen, nur im Wasser (oder sehr feuchter Umgebung) entwickelten, mit großen Intercellularräumen versehenen und mit der Spitze nach oben gerichteten Wurzeln, die sich bei einigen Jussiaea-Arten finden [2]) (Fig. 1242, 1243). Man hat sie früher für Schwimm-

[1]) Vgl. G. Karsten, Über die Mangrovevegetation im Malayischen Archipel. Biblioth. Botanica, Heft 22, 1891, p. 51.

[2]) Vgl. die Abbildungen und Beschreibung in Pflanzenbiol. Schilderungen S. II, p. 259 ff., daselbst weitere Literatur.

organe gehalten, eine Auffassung, von der sich leicht zeigen läßt, daß sie unzutreffend ist. Sie sind begrenzten Wachstums, negativ geotropisch, meist unverzweigt und können bei J. salicifolia eine Länge von 20 cm erreichen. Wahrscheinlich dienen auch sie dem Gasaustausch. Eine Papilionacee Sesbania aculeata besitzt ähnliche Wurzeln [1]).

Auch bei geöhnlichen Landpflanzen treten aus dem Boden herauskommende Wurzeln — auch abgesehen von den ageotropischen, bei feuchter Umgebung entwickelten — auf. So bei Cycadeen.

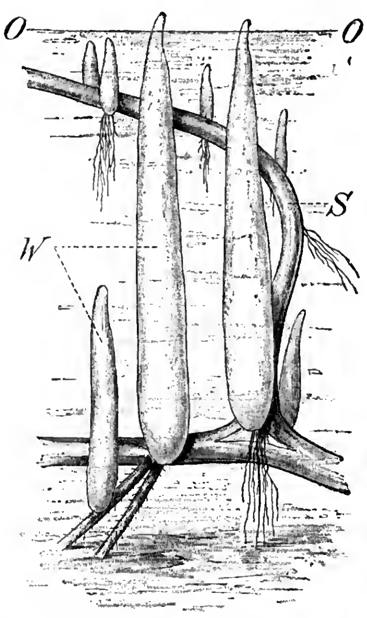


Fig. 1242. Stück einer Sproßachse (*S*) von Jussiaea repens (nach Giesenhagen). Aus der Sproßachse entspringen einmal gewöhnliche, meist ziemlich dünne nach unten wachsende Wurzeln, sodann dicke, schwammige Atemwurzeln, die ihre Spitze nach der Wasseroberfläche (*O*, *O*) hin richten.

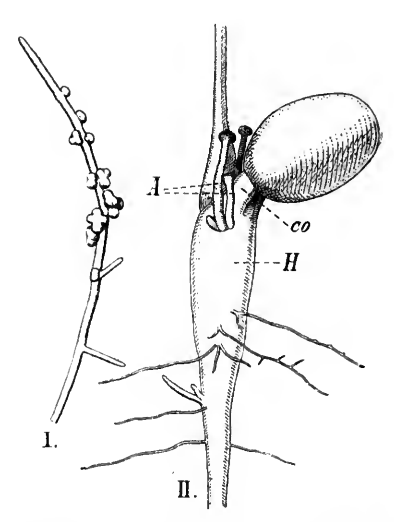


Fig. 1244. *I* Wurzel von Ceratozamia robusta (nat. Gr.) mit normalen Seitenwurzeln (unten) und korallenförmig verzweigten Luftwurzeln. *II* Keimpflanze von Macrozamia Fraseri (auf $^1/_2$ verkleinert). Aus dem hypokotylen Glied entspringen neben der Ansatzstelle der Kotyledonen (*co*) nach oben wachsende Luftwurzeln (*A*).

Es sind Wurzeln, welche über der Erde oder nahe der Erdoberfläche auftreten und sich hier wiederholt gabelig verzweigend zu korallenstockähnlichen Gebilden werden. In Fig. 1244 *II* ist ein Stück einer Keimpflanze von Macrozamia Fraseri abgebildet. Aus dem dicken rübenförmigen Hypokotyl entspringen auf jeder Seite nahe der Bodenoberfläche einige nach oben wachsende (negativ geotropische?) Wurzeln. Die Anschwellung der Spitze deutet auf beginnende Verzweigung. Viel kürzer und viel früher verzweigt sind die Seitenwurzeln an der in Fig. 1244 *I* der Oberfläche nahe gewachsenen Wurzeln von Ceratozamia robusta. Die Korallenwurzeln treten hier wie bei

[1]) Vgl. Scott, On the floating roots of Sesbania aculeata, Pers. Annals of botany I, p. 306. Auch bei dieser Pflanze handelt es sich meiner Auffassung nach nicht um Schwimm- sondern um Atemwurzeln.

Cycas u. a. oft in ungeheurer Menge auf, sie weichen von den Bodenwurzeln durch ihre gabelige Verzweigung ab. Da wir bei anderen Pflanzen (Mycorrhizen mancher Coniferen, den Korallenwurzeln von Alnus) eine ähnliche abnorme Ausbildung der Wurzeln auf Infektion durch niedere Organismen zurückführen können, so lag auch bei den Cycadeen eine solche Annahme nahe. So betrachtet denn auch JANCZEWSKI [1]) die Dichotomie bei Cycas als einen „pathologischen Prozeß", hervorgerufen durch „ein endophytes Nostoc". REINKE [2]) hat zuerst in den Intercellularräumen der Wurzelrinde solcher Cycadeenwurzeln eine Anabaena nachgewiesen. Daß aber nicht, wie JANCZEWSKI annahm, diese Cyanophycee die Ursache der Wurzelgabelung sein kann, und noch viel weniger die des Auftretens der merkwürdigen Luftwurzeln [3]), ergibt sich daraus, daß das Auftreten der Anabaena keineswegs ein konstantes ist. Auch andere niedere Organismen (Pilze, Bakterien) gelang es mir — bei einer allerdings nur wenig eingehenden Untersuchung — nicht als konstante Bewohner und etwaige Veranlasser der Cycadeenluftwurzeln nachzuweisen. Ich möchte deshalb zunächst annehmen, daß wir es mit normal auftretenden Vegetationsorganen zu tun haben, deren Eigentümlichkeit darin besteht, daß sie mit der Atmosphäre in Berührung treten, und die also wahrscheinlich auch als „Pneumatophoren" zu betrachten sind. Jedenfalls ist kaum etwas damit gewonnen, wenn man sie mit einigen Autoren als „atavistische Bildungen" betrachtet. Die Cycadeen sind den Farnen verwandt, dichotome Wurzelverzweigung findet sich bei diesen aber nicht, wenn man nicht etwa Isoëtes zu den Farnen rechnen will. Nur experimentelle Untersuchung kann die Bedeutung der Cycadeenluftwurzeln und die Bedingungen für ihre Entstehung aufklären.

§ 14. Dornwurzeln und Speicherwurzeln.

a) Zu Dornen umgebildete Wurzeln sind sowohl bei Monokotylen als bei Dikotylen bekannt.

Am auffallendsten und größten sind die Dornwurzeln bei einigen Palmen. So bei Acanthorhiza, Iriartea-Arten u. a. Sie bedecken bei Acanthorhiza [4]) die basalen Teile des Stammes oberhalb der Erde, sind verzweigt und können eine Länge von 20 cm erreichen. Die Wurzelhaube geht im ausgewachsenen Zustand verloren, während die Zellmembranen mit Ausnahme der Siebröhren verholzen und die Zellen der äußeren Rinde sklerenchymatische Struktur annehmen. Bei Iriartea sind es Nebenwurzeln, die zu kleinen Stachelspitzen verdornen [5]). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Dornwurzeln ebenso wie es oben für Myrmecodia gezeigt wurde, durch Trockenheit veranlaßte Hemmungsbildungen sind, die aus gewöhnlichen Erdwurzeln hervorgingen und wenn sie jung genug sind, zum Weiterwachsen als solche veranlaßt werden können. Ob sie für

---

[1]) Bot. Zeitung 1874, p. 115.

[2]) Göttinger gel. Nachrichten 1872, p. 109, Bot. Zeit. 1879, p. 473.

[3]) A. SCHNEIDER (Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with Cycas revoluta, Botan. Gazette. Vol. 19, p. 24) fand in den äußeren Zellen der Korallenwurzeln von Cycas revoluta Bakterien, was natürlich zunächst weder eine „Symbiose", noch einen ursächlichen Zusammenhang mit dem Auftreten dieser Wurzeln beweist. LIFE, The tuber-like roots of Cycas revoluta (Botan. Gazette 31, p. 265) gibt über die Funktion der Wurzeln auch nur Vermutungen; unter diese kann man auch die einer Stickstoffassimilation durch Bakterien rechnen.

[4]) FRIEDRICH, Über eine Eigentümlichkeit der Luftwurzeln von Acanthorhiza aculeata. Acta horti botanici Petropolitani, P. VII, 1881. BRUHN, Beitr. zur experimentellen Morphologie der Luftwurzeln. Flora 101, p. 149 ff. Daselbst weitere Literatur.

[5]) Was auch sonst bei anderen Monokotylen, z. B. Pandanus-Arten, eintritt.

die Pflanze von Bedeutung sind (etwa durch Abhaltung zu unerwünschter Gäste) könnte nur durch Beobachtung an Ort und Stelle ermittelt werden.

Sodann ist zu nennen Dioscorea prehensilis[1]). Diese merkwürdige Pflanze besitzt Knollen, die von einem Geflecht von Dornwurzeln umgeben sind, die hier aber im Boden sich befinden, nicht wie bei den oben erwähnten Pflanzen (und wie es scheint bei Dioscorea spinosa) an den oberirdischen Teilen. Auch hier ist über eine etwaige Funktion dieser Dornwurzeln nichts bekannt — wer Vermutungen aufstellen will, kann außer an den „Schutz“ gegen Tiere an einen solchen gegen den Druck der Erde beim Austrocknen denken.

Eine südafrikanische Moraea-Art (Iridee) hat an der Stammbasis ein dichtes Netzwerk von Dornwurzeln, das an die Bekleidung eines Igels erinnert, auch hier scheint das Dornwurzelsystem unterirdisch zu sein.

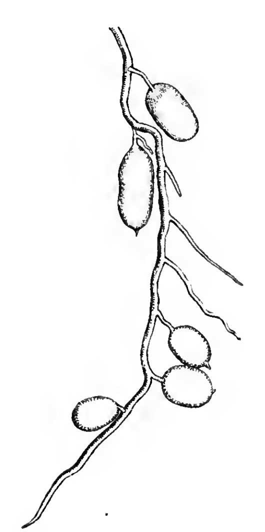
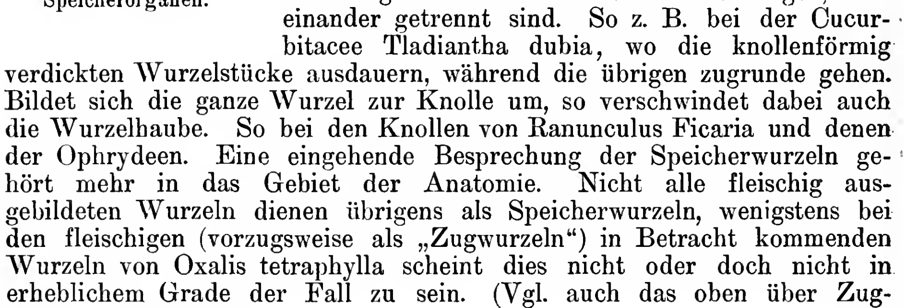


Fig. 1245. Chlorophytum Hoffmanni (1/2). Wurzel mit knollenförmigen Speicherorganen.

Von den Dikotylen ist nur ein hierhergehöriges bekannt: das der merkwürdigen Rubiacee Myrmecodia, welche von Treub eingehend untersucht worden ist. Die Dornen, welche auf der Außenseite der Knolle und den schildförmigen Erhebungen des Stammes, welche die Blätter tragen, stehen, sind metamorphe Wurzeln, die ihre Wurzelhaube verlieren (vgl. p. 1261).

Speicherwurzeln sind solche, die zur Aufspeicherung von Reservestoffen benützt werden. Je nach dem Maße, in dem dies geschieht, weichen sie von den gewöhnlichen Erdwurzeln auch in der Gestalt mehr oder minder ab. Sie entwickeln, wo beträchtliche Mengen von Reservestoffen abzulagern sind, zu deren Aufnahme Parenchym und gewinnen dadurch vielfach eine fleischige Beschaffenheit. Diese kann sich entweder auf die ganze Wurzel erstrecken, wie bei den als „Knollen“ und „Rüben“ bezeichneten oder nur auf einzelne Strecken (vgl. Fig. 1245), die dann durch Stücke, die den gewöhnlichen Wurzelcharakter tragen, voneinander getrennt sind. So z. B. bei der Cucurbitacee Tladiantha dubia, wo die knollenförmig verdickten Wurzelstücke ausdauern, während die übrigen zugrunde gehen. Bildet sich die ganze Wurzel zur Knolle um, so verschwindet dabei auch die Wurzelhaube. So bei den Knollen von Ranunculus Ficaria und denen der Ophrydeen. Eine eingehende Besprechung der Speicherwurzeln gehört mehr in das Gebiet der Anatomie. Nicht alle fleischig ausgebildeten Wurzeln dienen übrigens als Speicherwurzeln, wenigstens bei den fleischigen (vorzugsweise als „Zugwurzeln“) in Betracht kommenden Wurzeln von Oxalis tetraphylla scheint dies nicht oder doch nicht in erheblichem Grade der Fall zu sein. (Vgl. auch das oben über Zugwurzeln Angeführte.)



Anmerkung. Ich übergehe hier die Mykorrhizenbildung, da die Besprechung derselben ohne ausführlicheres Eingehen auf anatomische und experimentell-physiologische Fragen — welche außerhalb des hier festgehaltenen Rahmens liegen — untunlich ist.

---

[1]) Scott, On two new instances of spinous roots. Annals of botany Vol. XI, p. 327.

Dagegen soll im folgenden die von dem Verhalten gewöhnlicher Erdwurzeln abweichende Ausbildung der Wurzeln bei einer Anzahl von Familien und biologischen Gruppen (z. B. der der Parasiten) vergleichend besprochen werden, da nur so, nicht durch vereinzelte Aufzählung bestimmter Wurzeltypen ein Einblick in das Zustandekommen der oft sehr merkwürdigen Wurzelbildung gewonnen werden kann.

§ 15. Die Wurzelbildung bei den Podostemaceen [1]).

Die Podostemaceen — eine Dikotylenfamilie von zweifelhafter Verwandtschaft — leben alle untergetaucht in rasch fließendem Wasser, namentlich in Stromschnellen. Sie müssen also ihrem Substrat (meist Steinen) fest anhaften. Von einem Eindringen der Wurzeln in das Substrat kann aber wegen dessen Beschaffenheit keine Rede sein. Ja bei einigen Arten, selbst solchen, die wie Mourera fluviatilis und Rhyncholacis macrocarpa sehr bedeutende Größe erreichen können, fehlen die Wurzeln ganz.

Die Anheftung an das Substrat erfolgt teils durch festanliegende Sproßachsen, teils durch Wurzeln oder mittelst der unten zu erwähnenden „Hapteren". Wo die Wurzeln vorhanden sind, haben sie andere Funktionen als die gewöhnlichen Erdwurzeln übernommen und eine Umbildung erfahren, die so weit gehen kann, daß von den für die typischen Erdwurzeln kennzeichnenden Eigenschaften so gut wie nichts mehr übrig bleibt und aus der Wurzel ein thallusartiges Gebilde wird. Die Podostemaceen stellen so ein merkwürdiges Gegenstück zu der Gattung Utricularia dar, von welcher p. 118 ff. berichtet wurde, daß bei ihr eine Umformung von Blattorganen eintritt, die so weit geht, daß der Gestaltunterschied zwischen Blatt und Sproß wenigstens äußerlich ganz verwischt erscheint. Wie bei Utricularia (namentlich bei den wasserbewohnenden Formen) der Keimsproß nur eine geringe Entwicklung erreicht, und diese von den „Ausläufern" (umgebildeten Blättern, an denen auch Sprosse entstehen) weiter geführt wird, so bleibt auch die Entwicklung des Keimsprosses mancher (aber nicht aller!) Podostemaceen bald stehen, während am Keimsproß entstandene Wurzeln als sogenannter „Thallus" unbegrenzt weiter wachsen, und eine Menge neuer Sprosse hervorbringen. Im folgenden kann nur das Hauptsächlichste kurz erwähnt werden. Wir können drei Haupttypen der Wurzelbildung unterscheiden [2]). 1. Die häufigste, namentlich bei den amerikanischen Gattungen vorherrschende stimmt mit der gewöhnlichen Ausbildung der Wurzeln nach am meisten überein. Es scheint nicht fraglich, daß diese Wurzeln von den „typischen" Wurzeln der Landpflanzen sich ableiten lassen. Freilich zeigen auch sie schon manche Abweichungen. Sie sind (dem Wachstum am Licht entsprechend) chlorophyllhaltig und dorsiventral. Die Dorsiventralität tritt in verschiedenem Grade auf. Bei Oenone latifolia (Fig. 1245) erstreckt sie sich schon auf den Vegetationspunkt. Die Wurzel ist im allgemeinen „epitroph", d. h. die Oberseite stärker ausgebildet als die Unterseite (Fig. 1246 *II*). Das zeigt sich auch an der „Wurzelhaube" — diese ist

---

[1]) Grundlegend für die Kenntnis der Padostemaceen-Morphologie waren Warming's Untersuchungen (E. Warming, Familien Podostemaceae I—VI, Kopenhagen 1881—1901 (in Vidensk. Selsk. skrifter). Sie wurden ergänzt durch: Goebel (Pflanzenbiol. Schilderungen II, 1891), Willis, Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India (Annals of the royal botanical gardens Peradeniya 1912). Went, Untersuchungen über Podostemaceen. Verh. der K. Ak. Amsterdam 1910, 1912 u. a.

[2]) Vgl. auch Matthiesen, Beitr. zur Kenntnis der Podostemaceen (Biblioth. bot., Heft 68, 1908).

einseitig, nur auf der Oberseite entwickelt[1]), es liegt hier also eine Kappe von Dauergewebe auf der Wurzel. Von einer „Haube“ kann man eigentlich nicht mehr reden — so sehr ist sie verändert (Fig. 1246 *I*). Denken wir uns in Fig. 1246 *I* den freien Teil der Haube (auf der Oberseite) auch noch weg, oder nach vorn umgeschlagen, so erhalten wir vor dem apikalen Meristem einen Rand von Dauergewebe, wie er sich z. B. bei Dicraea stylosa und noch auffallender bei den unten zu er-

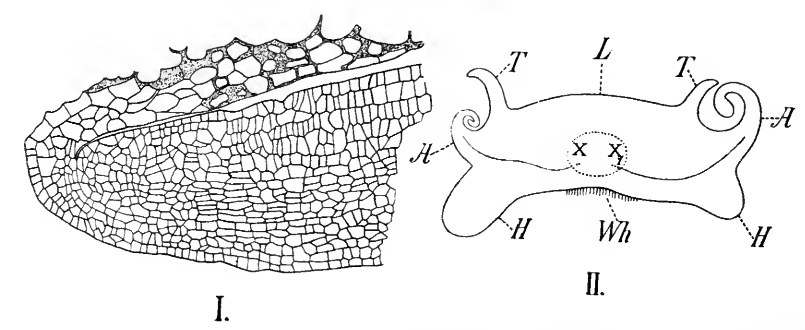


Fig. 1246. Oenone latifolia (Britt. Guiana 1890). *I* Längsschnitt durch eine Wurzelspitze, Wurzelhaube einseitig entwickelt (die punktierten Teile sind keine Wandverdickungen!). *II* schwächer vergr. Querschnitt durch eine Wurzel mit zwei „Adventivsprossen“ (*A*), von denen je nur Ein Blatt vorhanden ist. *T* gesprengte Wand der Tasche, in welcher die „Adventivsprosse“ ursprünglich liegen, *L* Lichtseite, *H* Hapteren, *Wh* Wurzelhaare, x x_1 die zwei Gefäßteile.

wähnenden Krustenwurzeln von Hydrobryum olivaceum findet (Fig. 1249). Es ist das die auffallendste, aber, wie soeben zu zeigen versucht wurde nicht ohne Mittelbildungen auftretende Umänderung einer Wurzelhaube, welche wir kennen. Wir sehen, daß die Umänderung der Wurzelhaube damit im Zusammenhang steht, daß die am Licht wachsenden Wurzeln dorsiventral geworden sind. Diese Umänderung konnte auch ohne Schaden erfolgen, weil ein Schutz der Wurzelspitze beim Eindringen in das Substrat hier nicht in Betracht kommt. Dagegen will es wenig bedeuten, daß bei einzelnen Podostemaceen wie Tristicha hypnoides die Wurzelhaube, wie es scheint, ganz fehlt. Es kommt das ja auch sonst vor (vgl. p. 1258). Die Beziehungen zur Lebenslage sind schon erwähnt worden.

Wie es mit der Wachstumsverteilung bestellt ist, ist nicht bekannt — es scheint aber die wachsende Zone keine längere als die bei Erdwurzeln zu sein.

Im anatomischen Bau treten jedenfalls diesen gegenüber Abweichungen auf. Zwar ist ein Zentralzylinder vorhanden, der (bei vollständigen ausgestatteten Wurzeln) zwei Gefäßteile enthält und auch Siebröhren aufweist. Ich habe mich aber bei Oenone latifolia nicht davon überzeugen können, daß diese — wie dies zu erwarten wäre — in zwei mit den Gefäßteilen abwechselnde Gruppen angeordnet sind. Sie scheinen vielmehr nur auf der Oberseite der Wurzel vorhanden zu sein — was mit deren Epitrophie zusammenhängen könnte. Jedenfalls ist weder eine „Endodermis“ noch ein „Pericykel“ erkennbar, der Zentralzylinder ist also gegen die Wurzelrinde nicht wie sonst abgegrenzt.

[1]) Bei anderen Podostemaceen scheint das weniger scharf ausgeprägt zu sein. Warming (III, p. 494) gibt z. B. von Podostemon Schenckii an, daß die untere Partie der Haube weniger entwickelt sei, als die obere.

Es kann dies als Beispiel für die auch sonst verbreitete Erscheinung betrachtet werden, daß die Gewebeausbildung bei Wasserpflanzen gegenüber der der Landpflanzen eine Hemmung erfährt, eine Hemmung, die sich hier in dem Unterbleiben der Bildung einer Endodermis und eines Pericykels äußert, während die abweichende Lagerung des Siebröhrenteils mit der Dorsiventralität der Wurzel in Verbindung steht. Demgemäß ist bei den krustenförmigen Wurzeln die Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten auch im anatomischen Bau am größten. Aber die Ableitung vom gewöhnlichen Wurzelbau ist sicher.

Mit dem Mangel einer scharfen Abgrenzung des Zentralzylinders steht es auch wohl in Verbindung, daß die Seitenwurzeln (und die Sprosse, die an den Wurzeln entstehen) nicht wie sonst unmittelbar an dem Zentralzylinder entstehen, sondern mehr an der Oberfläche der Wurzel, von dieser nur durch einige Zellschichten getrennt. Diese bilden eine Tasche, die von der endogen entstandenen Neubildung später durchbrochen wird (Fig. 1245 *II*). Die dem Gestein fest aufliegenden Wurzeln sind der Hauptsache nach Organe für vegetative Vermehrung. Sie bilden nämlich zahlreiche neue Sprosse. Sproßbildung an Wurzeln tritt zwar auch bei anderen Pflanzen regelmäßig auf. Aber hier entstehen sie in einer Menge und einer Regelmäßigkeit, für welche es sonst wohl kein Beispiel gibt. Sie sind auch nicht etwas „Hinzugekommenes“ (Adventives), sondern gehören zu der normalen Organbildung und entstehen dementsprechend auch in gegen den Vegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge (Fig. 1246).

In Fig. 1246 ist eine Wurzel von Marathrum utile abgebildet. Man sieht, daß 2 Reihen von Sproßanlagen sich bilden, die jüngsten sind öfters schon an dem noch von der Wurzelhaube bedeckten Teile der Wurzel wahrnehmbar.

Fig. 1245 *III* zeigt, daß diese Sprosse (von denen je ein Blatt getroffen ist) später mit dem Zentralzylinder der Wurzel in Verbindung treten.

Die Wurzeln und Sprosse sind an den Felsen, auf denen sie wachsen, nicht nur durch Wurzelhaare (die wahrscheinlich eine Kittsubstanz aussondern) stark befestigt, sondern auch durch „Hapteren“.

Diese stellen exogen entstandene, meist kurzen Wurzeln gleichende, haubenlose, manchmal verzweigte und mit Wurzelhaaren versehene Organe dar, die namentlich bei den wurzellosen Formen für die Befestigung wichtig sind (vgl. aber auch Fig. 1247). Man kann diese Hapteren entweder als Neubildungen oder als stark reduzierte Wurzeln betrachten, bei denen allerdings von den Wurzeleigenschaften fast nichts übrig geblieben wäre. Mir erscheint die erstgenannte Auffassung immer noch als die wahrscheinlichste. Die zweite, neuerdings von Went besonders betonte [1]), müßte annehmen, daß bei den wurzelbesitzenden Formen eine und dieselbe Pflanze zweierlei verschiedene Wurzeln bilde: haubentragende mit Leitbündelgewebe versehene, endogen entstehende und haubenlose, ohne Leitungsgewebe, exogen entstehende. Das ist ja möglich. Aber ich sehe dazu keinen zwingenden Grund. Wie eine parasitische Rhinanthacee, Haustorien bildet, die als Neubildungen betrachtet werden können, so kann auch die Hapterenbildung eine solche Neubildung darstellen. Daß die Ab-

[1]) Went stützt seine Auffassung darauf, daß bei Oenone Treslingiana an der Basis der Pflanze sowohl kleine Hapteren als (offenbar seltener) Wurzeln hervortreten können. Ob jene kleinen Hapteren nicht verkümmerte Wurzeln waren, läßt sich, da anatomische Angaben fehlen, nicht sagen. Mir scheint zunächst nur bewiesen, daß bei der genannten Art wenigstens gelegentlich noch Wurzeln auftreten.

leitung von Wurzeln möglich ist, soll damit nicht in Abrede gestellt werden — es kann sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nur um die Abwägung von Wahrscheinlichkeiten handeln. Für die Wurzelabstammung der Hapteren ließe sich geltend machen, daß die charakteristischen Eigenschaften der Wurzeln auch von diesen selbst nicht bei allen Podostemaceen festgehalten werden. Bei Podostemon subulatus z. B. entstehen zwar die Wurzeln endogen an der Keimpflanze, verzweigen sich aber „exogen“ und auch die Gefäßbildung kann in den Wurzeln ganz unterdrückt werden, was als Annäherung an den noch einfacheren Bau der Hapteren aufgefaßt werden kann.

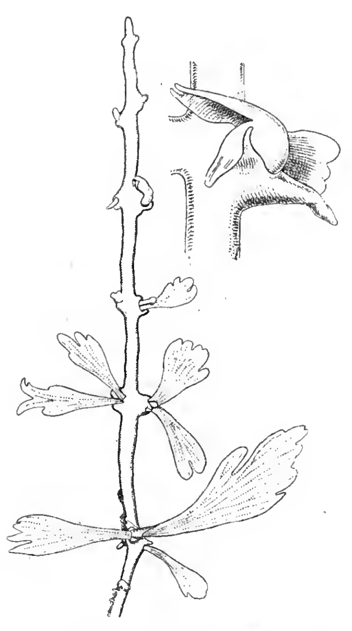


Fig. 1247. Wurzel von Marathrum utile (Rio Boconó, Venezuela, 1890) mit 2 Reihen von „Adventivsprossen“. Oben rechts ein junger Adventivsproß, 10mal vergr., die Wurzel bildet an seiner Basis eine gelappte Haftscheibe (Haptere).



Fig. 1248. Stück einer Wurzel von Weddelina squamulosa, schwach vergr., rechts und links Hapteren, oben links an der Wurzel entstandener Sproß.

b) Die abgeflachten Wurzeln können wir als Übergang betrachten zu der Bildung von „Krustenwurzeln“. Das sind dem Gestein fest aufliegende, ganz einem Flechten- oder Lebermoosthallus gleichende, grüne Ausbreitungen, an denen auf der Oberseite endogen die nur kleine Blättchen hervorbringenden, später blühenden Sprosse entstehen. Als Beispiel sei Hydrobryum genannt (Fig. 1248, 1249). Die Krustenwurzeln stellen hier die hauptsächlichsten Assimilationsorgane dar. Selbstverständlich muß an diesen Krusten auch die „Wurzelhaube“ bedeutend verändert sein. Sie ist, wie schon erwähnt (Fig. 1249 *II*), vorhanden in Gestalt eines aus

Dauergewebe gebildeten knorpeligen Randes, hinter welchem das Teilungsgewebe liegt. Von einer „Haube“ kann man bei diesem Thallus kaum mehr sprechen, die Ober- und Unterseite liegt ja frei, ist also von der Haube nicht bedeckt. Was vorliegt, ist also nur ein Gebilde, das sich von der Haube ableiten läßt.



Fig. 1249 A. Stein mit verzweigten Krustenwurzeln von Hydrobryum lichenoïdes (oben rechts mit Blüten bzw. Früchten). Nach WILLIS.

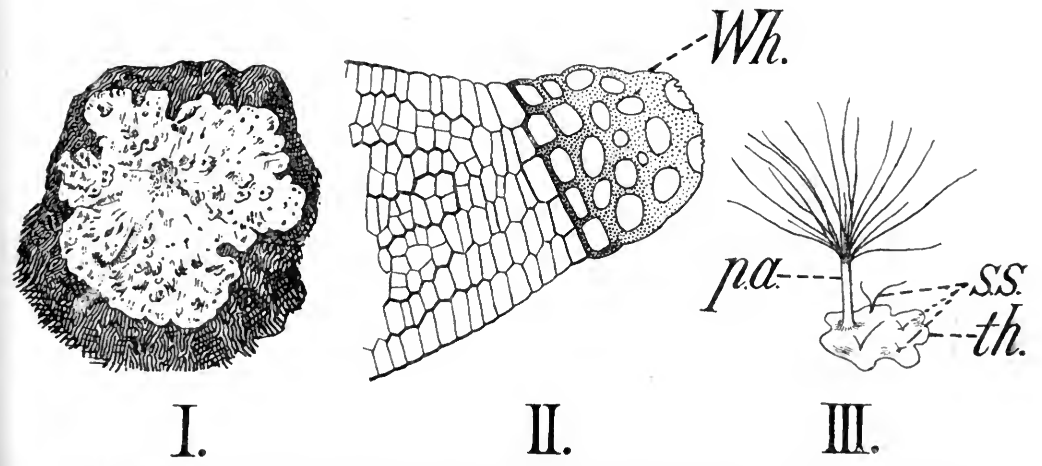


Fig. 1249 B. Hydrobryum olivaceum Tul. nach WILLIS. *I* „Thallus“ einer abgestorbenen Pflanze. *II* Längsschnitt durch den Thallusrand. *Wh* „Wurzelhaube“. *III* Keimpflanze. *pa* primäre Achse, *th* Thallus, *ss* sekundäre Sprosse auf diesem.

Die Wurzelcharaktere sind bei dem Hydrobryumthallus fast alle verloren gegangen. Am Hypokotyl der Keimpflanze (Fig. 1249 *III*) entsteht er nach WILLIS bald endogen, bald exogen. Seine Gestalt gleicht nicht im mindesten der einer typischen Wurzel, der anatomische Bau ist ebenso tiefgreifend geändert wie die Gestaltung der Wurzelhaube, das Thallus-

wachstum ist ein Randwachstum, die Verzweigung (wie bei manchen Orchideenknollen) eine exogene.

c) Als dritte Form können die frei im Wasser flutenden Wurzeln von Dicraea elongata und D. stylosa bezeichnet werden.

Vorhanden sind zweierlei Wurzeln: die einen breiten sich auf dem Substrate aus, an dem sie durch Wurzelhaare und Hapteren festgeheftet sind. Die anderen fluten frei im Wasser, ähnlich wie viele an ihrer Basis angeheftete Meeresalgen. Offenbar haben sie keine geotropische Reizbarkeit (die auch den meisten Meeresalgen zu fehlen scheint). Diese Wurzeln produzieren auch hier in progressiver (akropetaler) Reihenfolge Laubsproßanlagen, welche endogen, aber weit von dem zentralen Wurzelzylinder (mit dem sie erst später in Gewebeverbindung treten) entfernt angelegt werden. Die Sprosse erreichen aber nur eine geringe Ausbildung und treten in ihrer Bedeutung für die Assimilation jedenfalls weit zurück gegen die reichlich mit Chlorophyll versehenen Wurzeln. Diese haben offenbar ein begrenztes Wachstum im Gegensatz zu den dem Substrat angeschmiegten Wurzeln. Sie sind bei D. elongata rund, bei D. stylosa var. fucoides (algaeformis Bedd.) dagegen platt, bandförmig, im Aussehen einem Laubblatt ähnlich. Die Wurzelhaube ist nur wenig entwickelt und offenbar rudimentär. Die Blattähnlichkeit dieser sonderbaren Wurzeln von D. stylosa wird noch erhöht dadurch, daß zuweilen auf der einen Seite dieser Blattwurzeln (welche ein Analogon der Phyllocladien darstellen, da wie bei den letzteren die Sproßachse, hier die Wurzelachse blattförmig gestaltet ist), ein dem Palissaden-Parenchym ähnliches Gewebe sich entwickelt. Die Wurzeln weichen hier also in Gestalt, Wachstumsrichtung und Funktion vollständig von dem gewöhnlichen Verhalten ab.

Schließlich erhebt sich die Frage: sind diese merkwürdigen Wurzelformen entstanden als „Anpassungen“ an die besonderen Wachstumsbedingungen und wie sind sie zustande gekommen? Da eine experimentelle Prüfung bis jetzt ganz fehlt, sind wir zur Beantwortung dieser Frage derzeit nur auf den Vergleich angewiesen.

Daß die Ausbildung der Wurzeln zu vegetativen Vermehrungsorganen die Ausbreitung der Podostemaceen an den ganz besonderen Standorten, die sie bewohnen, ermöglicht, ist ohne weiteres klar. Tatsächlich treten sie auch meist in größerer Menge auf. Es ist indes nicht nötig, anzunehmen, daß die Vermehrung durch Wurzelbrut erst im Wasser entstanden sei, denn auch bei Landpflanzen tritt sie häufig auf. Wohl aber wird die dauernde Zufuhr von Wasser und Nährstoffen das vegetative Wachstum und damit auch die Zahl der Wurzelsprosse begünstigen [1]). Diese vegetative Vermehrung wird namentlich bei den Podostemaceen wichtig sein, bei denen die Verbreitung durch Samen mit Schwierigkeiten verbunden ist. Auch die Keimung an Ort und Stelle dürfte nicht immer gesichert sein, da sie von der Höhe des Wasserspiegels abhängig ist, die nicht immer für die Samenbildung und Keimung günstig sein wird. Die Dorsiventralität der Wurzeln ist wohl wie bei den Orchideen durch das Anpressen an das Substrat einerseits, das Licht andererseits bedingt. Daß die Wurzeln für Reibungsreize empfindlich sind, ist sehr wahrscheinlich. Ob dieses auch für die höchst merkwürdigen Krustenwurzeln von Hydrobryum u. a. in Betracht kommt, ist natürlich nicht ohne weiteres zu sagen. Krustenbildung kann ja auf sehr verschiedene Weise zustande kommen [2]). Es gibt Thalluskrusten, Stammkrusten, Wurzelkrusten. Es besteht z. B. zwischen der Floridee Polysiphonia Binderi (welche eine

[1]) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, 229 ff.
[2]) Daselbst 162 ff.

Thalluskruste besitzt, vgl. Fig. 374) und Hydrobryum eine Ähnlichkeit: bei beiden ist die Keimpflanze in die Krustenbildung nicht mit einbezogen. Diese tritt erst als zweiter Entwicklungsabschnitt ein, bei P. Binderi ist die Kruste gewissermaßen eine Thallusfasziation, bei Hydrobryum eine Wurzelfasziation. Wir wissen nicht, ob diese durch Licht, oder eine vom Substrat ausgehende Wirkung veranlaßt wird, oder ob sie, etwa wie die Fasziation mancher Orchideenknollen, eine „autonome“, ihrem „Gestaltungstrieb“ entsprungene ist. Man wird aber kaum annehmen können, daß diese Gestaltung für Hydrobryum eine im Kampf ums Dasein errungene sei. Andere Podostemaceen wie Lawia besitzen eine Sproßkruste; in diesem Falle können die Wurzeln ganz verkümmern. Das Problem des festen Anhaftens an die Unterlage ist also hier auf andere Weise gelöst. Der Verf. hat früher [1]) schon seine Ansicht dahin geäußert, daß die Podostemaceen an ihren eigenartigen, andere pflanzliche Mitbewerber fast ganz ausschließenden Standorten ihre Formenmannigfaltigkeit ungestörter entfalten und erhalten konnten, als andere Pflanzen, ohne daß man in dieser Mannigfaltigkeit etwa überall „ad hoc“ entstandene Anpassungen zu sehen brauchte. Man denke sich eine Hydrobryumkruste auf dem Lande. Gewiß könnte sie auf Felsen auch dort sich anheften. Aber sie müßte die Fähigkeit haben, Austrocknung zu ertragen (eine Fähigkeit, welche sie nicht aufweist) und würde mit Moosen und Flechten im Wettbewerb stehen, der leicht zum Aussterben führen könnte. In ihren Wasserfällen und Stromschnellen können sich die Podostemaceen alles leisten, was sie (sit venia verbo!) wollen, wenn sie nur nicht ab- und fortgerissen werden! (Vgl. auch die Bemerkungen über Utricularia p. 122.) Nach des Verf. Auffassung konnten an die Standorte der Podostemaceen (die, soweit meine Erfahrungen reichen, keine anderen Samenpflanzen aufweisen) nur Pflanzen gelangen, die von vornherein bestimmte Fähigkeiten besaßen, die sich hier nun entfalten konnten, so z. B. die Fähigkeit der Wurzeln unter dem Einfluß des Lichts sich abzuflachen, eine Erscheinung, die wir auch bei Orchideenwurzeln antreffen, ferner die Fähigkeit Wurzelsprosse zu bilden usw. — Fähigkeiten, die auch bei gewöhnlichen Erdwurzeln vielfach vorhanden sein können, aber nicht in die Erscheinung treten.

§ 16. Wurzeln der Orchideen.

Die Erdwurzeln der europäischen Orchideen zeigen — abgesehen von ihrer Verpilzung (und der oben besprochenen Knollenbildung) — den gewöhnlichen Bau.

Anders verhalten sich die Luftwurzeln [2]) epiphytischer Orchideen. Diese sind ausgezeichnet durch einen eigenartigen anatomischen Bau und ihr physiologisches Verhalten. Zunächst ist zu betonen, daß keineswegs alle epiphytischen Orchideen eigentliche „Luft“wurzeln haben. Die mehr hygrophilen Arten des javanischen Bergwaldes z. B. haben meist Wurzeln, die in der weichen Moosdecke der Baumäste stecken [3]), während die meisten

[1]) Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 350. Es ist dort auch angeführt, daß sich für die Krustenformen eine Ausnutzung ihrer Gestalt ergibt, wenn sie in seichten Bächen wachsen, in denen sie bei sinkendem Wasserspiegel weniger rasch austrocknen, als das bei anders gestalteten Formen der Fall sein würde.

[2]) Dieser eingebürgerte Ausdruck sei gebraucht, obwohl es sich, wie aus dem Mitzuteilenden hervorgehen wird, keineswegs immer um Luftwurzeln handelt. Bezüglich des anatomischen Baues sei auf die anatomische Literatur verwiesen, er kann hier nur kurz erwähnt werden.

[3]) Raciborski, Biol. Mitth. aus Jena, Flora 85 (1898), p. 331. Czapek, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der epiphyt. Orchideen Indiens. Sitz.-Ber. der K. Akad. Wissensch. in Wien, Math.-physik. Kl. 118, 1909.

Orchideen des Tieflandes an fast unbemoosten Baumstämmen wachsen und freiliegende grüne Luftwurzeln besitzen.

Besonders charakteristisch für die „Luftwurzeln" epiphytischer Orchideen ist — wie man annahm — der Besitz einer aus toten, leeren Zellen bestehenden Wurzelhülle oder eines „Velamens". Es ist in verschiedener Mächtigkeit ausgebildet (1—18 Zellschichten) und grenzt nach innen an eine „Exodermis", die zum größeren Teil auch aus toten Zellen mit verkorkten und verholzten Wänden, zum kleineren aus mit lebendem Inhalt versehenen Durchlaßzellen besteht (Fig. 1250, *e*).

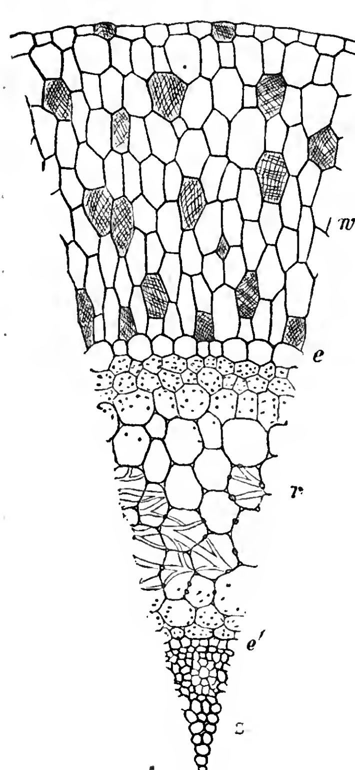


Fig. 1250. Stück eines Querschnitts durch eine Wurzel von Stanhopea oculata (nach HABERLANDT, 150×). *w* Velamen, *e* Exodermis, *r* Rindengewebe (dessen Zellen teilweise eigenartige Wandverdickungen zeigen), *e'* Endodermis, *z* Zentralzylinder.

Wir wissen, daß das Velamen aus einer Umbildung der Wurzeloberhaut entsteht — wo es mehrschichtig ist, haben im Vegetationspunkt perikline Teilungen in dieser stattgefunden. Die Exodermis ist eine Modifikation der auch bei vielen Erdwurzeln unter der Wurzelepidermis liegenden Schicht.

Die Bedeutung des Velamens suchte man früher in einer Kondensation von Wasserdampf u. a. Daß das höchstens ganz nebensächlich geschieht, ist zweifellos[2]). Vielmehr kommt in erster Linie die Aufnahme von Wasser und darin gelösten Stoffen in Betracht. Abgetrocknete frische Wurzeln nahmen, wie die a. a. O. mitgeteilten Wägungen zeigen, zwischen 44 und 80 % ihres Gewichtes Wasser auf. An derselben Stelle ist auch nachgewiesen, daß das Velamen auch die Wasserverdunstung der Wurzeln heruntersetzt. Daß das Velamen im lufterfüllten Zustand auch als schlechter Wärmeleiter die nächtliche Abkühlung der Wurzeln vermindern kann, ist nicht zu bezweifeln. Ob dem aber die von NABOKICH[3]) angenommene Bedeutung zugeschrieben werden kann, erscheint sehr zweifelhaft, da, wenn das Velamen mit Wasser erfüllt ist, bald eine Ausgleichung der Temperatur mit der der Umgebung erfolgen wird.

Bezüglich des Baues des Velamens muß auf die anatomische Literatur verwiesen werden, auch die Art der Wasseraufnahme kann hier nicht näher erörtert werden. Ohne Zweifel ist sie nicht bei allen Orchideenluftwurzeln in gleicher Weise ausgebildet.

[1]) Zuerst nachgewiesen von LINK. Ob es zweckmäßig ist, von einer „Tracheidenhülle" zu sprechen, kann hier unerörtert bleiben. Jedenfalls haben viele Velamenzellen keine Übereinstimmung mit Tracheiden.

[2]) Vgl. GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen I, p. 192 ff.

[3]) A. NABOKICH, Über die Funktionen der Luftwurzeln. Botan. Centralblatt 80 (1899), p. 261 ff.. Der Verf. stützt sich in seiner Deutung darauf, daß bei höherer Temperatur die Wasseraufnahme durch die Wurzeln rascher erfolgt, als bei niederer.

Es sei nur erwähnt, daß z. B. bei Vanda tricolor (var. suavis) an Wurzeln, die ich mit der Spitze in Wasser gestellt hatte, letzteres im Velamen kapillar emporstieg, bei Oncidium cupreum und Dendrobium sp. dagegen nicht. Vielleicht sind bei Vanda Membrandurchlöcherungen auch an den Querwänden der Velamenzellen vorhanden, bei den anderen genannten Orchideen nicht.

Eine Verschiedenheit in der Ausbildung des Velamens bei den Wurzeln ein und derselben Pflanze fand P. GROOM [1]) bei den Wurzeln von Grammatophyllum speciosum. Die im Substrat befindlichen Wurzeln haben ein Velamen, das aus etwa 11 Zellagen besteht, die negativ geotropischen „Nestwurzeln“ nur ein einschichtiges. Trotz der entgegenstehenden Meinung von P. GROOM scheint es mir nicht zweifelhaft, daß dies Nestwurzelvelamen eine Hemmungsbildung darstellt — ob durch innere Ursachen (allgemeine Minderung in der Ausbildung) oder durch Licht oder Trockenheit bedingt, ist nicht bekannt. Daß an diesen Nestwurzeln eine Wachstumshemmung eintritt, zeigt übrigens auch ihre Verzweigung. Eine solche tritt bei kräftig wachsenden Luftwurzeln, solange sie außerhalb des Substrats sich befinden, sonst nicht auf. Grammatophyllum speciosum ist eine epiphytische Orchidee, die auch im Boden wachsen kann.

Man hat öfters die Frage erörtert, ob das Velamen nur bei epiphytischen Orchideen (als Anpassung an die epiphytische Lebensweise) oder auch bei terrestrischen sich finde. Die Fragestellung geht eigentlich von der irrigen Annahme aus, daß die Wurzeln epiphytischer Orchideen alle „Luft“wurzeln seien. Wir sahen, daß das durchaus nicht zutrifft. Wenn eine im Substrat verborgene Wurzel ein Velamen hat, so ist es natürlich gleichgültig, ob dies Substrat sich auf einem Baumast oder im Boden befindet. Außerdem lassen sich terrestrische und epiphytische Orchideen keineswegs scharf voneinander trennen. In ein und derselben Gattung gibt es terrestrische und epiphytische Arten, z. B. werden Paphiopedilum Lowii, Parishii und villosum als Epiphyten angeführt, während sonst die übrigen Arten (jedenfalls der überwiegenden Mehrzahl nach) terrestrisch sind. Man kann, da die Cypripedilinen fast alle im Boden wachsen, auch nicht annehmen, daß sie von epiphytisch wachsenden Vorfahren abstammen, was z. B. bei dem terrestrischen, aber einer ganz überwiegend epiphytischen Gattung angehörenden Epidendum cinnabarinum eher vermutet werden könnte.

Von terrestrischen Orchideen haben z. B. Sobralia macrantha, Paphiopedilum insigne, P. barbatum, Epidendrum cinnabarinum ein Velamen.

Dagegen konnte ich die in der Literatur verbreitete Angabe, daß die Erdwurzeln der europäischen Malaxideen ein Velamen besitzen, nicht bestätigen [2]). Sie beruhen auf einer Verwechslung mit velamenähnlich ausgebildeten Zellen im Basalteile der Blätter.

Wenn nun auch nicht alle epiphytischen Orchideen an ihren Wurzeln ein Velamen besitzen [3]) und wenn ferner dessen Besitz auch terrestrischen Arten zukommt, so spricht das natürlich noch keineswegs gegen den Nutzen des Velamens bei den epiphytischen Arten. Wir werden aber, wenn wir über die Entstehung des Velamens uns eine Vorstellung zu machen suchen, uns nicht auf die Orchideen beschränken dürfen. Denn diese sind keineswegs die einzige Familie, in der Velamenbildung [4]) auftritt: wie eine mehrschichtige Epidermis

[1]) P. GROOM, On the velamen of Orchids. Ann. of botany, Vol. VII (1893). Bei Acriopsis javanica fand CZAPEK an den Nestwurzeln das Velamen dreischichtig, bei den „Nährwurzeln“ achtschichtig.

[2]) GOEBEL, Zur Biologie der Malaxideen. Flora 88 (1901), p. 94.

[3]) SCHIMPER nennt eine epiphytische Stenoptera sp. als velamenlos (sonst sind die Stenoptera-Arten terrestrisch). Auch eine Eria-Art ohne Velamen fiel mir auf.

[4]) Von einer solchen sprechen wir dann, wenn die Wurzel überzogen ist von einer (gewöhnlich mehrschichtigen) aus toten Zellen bestehenden wasseraufsaugenden

an den Blättern verschiedener Pflanzen sich vorfindet, so tritt Velamenbildung auch bei anderen Monokotylen — auch solchen die nicht zur epiphytischen Lebensweise übergegangen sind — auf (Fig. 1251, 1252). Derartige Beispiele hat man bei den einseitig teleologischen Deutungen meist übersehen. Wenn man die Orchideen nur für sich betrachtet, kann man entweder annehmen, es seien (mit wenige Ausnahmen) nur diejenigen imstande gewesen zur epiphytischen Lebensweise überzugehen, welche ein Velamen schon besaßen, oder man betrachtet dies als infolge des Epiphytismus zustandegekommen. Die erste Annahme erscheint viel besser begründet, 1. wegen des analogen Verhaltens anderer Pflanzen, 2. weil, wie oben betont wurde, eine wichtige Funktion des Velamens auch die einer Transpirationsminderung ist, eine Funktion, die auch bei nicht epiphytisch aber auf zeitweilig trockenem Substrat wachsenden Orchideen von Bedeutung sein konnte, 3. weil das Velamen zweifellos auch bei typischen Erdorchideen vorkommt, von letzteren aber sind die epiphytischen abzuleiten.

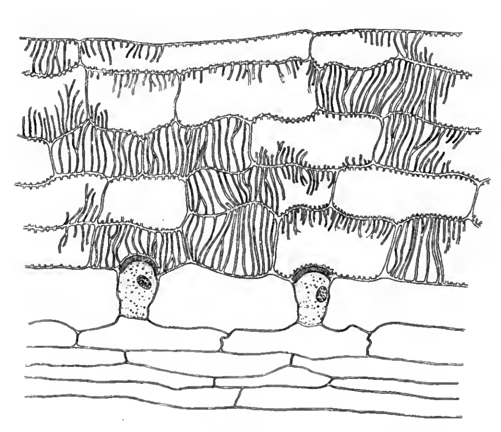


Fig. 1251. Clivia nobilis (Amaryllidacee) (ca. 170×). Teil eines Längsschnittes durch den äußeren Teil einer Wurzel. Velamen 4schichtig, Zellwände mit Verdickungsleisten, in der Exodermis zwei Durchlaßzellen getroffen.

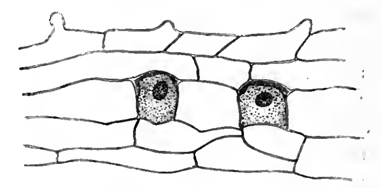


Fig. 1252. Agapanthus umbellatus (Liliacee). Längsschnitt durch den äußeren Teil der Wurzel einer Wasserkultur. Velamen 2schichtig. Zellwände ohne besondere Verdickung.

Die nicht von einem lufthaltigen Velamen bedeckte Zone der meisten Orchideenluftwurzeln fand ich bei den meisten der beobachteten Arten nur einige Millimeter lang, wenn die Wurzeln im Wachstum begriffen waren, bei ruhenden Wurzeln ist sie noch kürzer. Die wachsende Region ist also, wie man auch ohne Messungen sehen kann, offenbar keine sehr lange. Bei einigen javanischen Orchideen wie Rhynchostylis retusa und Aërides virens fand Rasiboriki [1]) die Wurzelspitzen im feuchten Wald mit einer bis 8 mm dicken Schleimschicht (die zu einer derben Haut austrocknen kann) überzogen (vgl. p. 1259).

Was das sonstige Verhalten der Luftwurzeln betrifft, so teilen sie mit andern die Eigentümlichkeit, daß sie außerhalb des Substrates gewöhnlich unverzweigt bleiben. So hat z. B. Vanda tricolor oft meterlange, fast fingerdicke „Sucherwurzeln“, die erst, wenn sie in ein Substrat eindringen, sich verzweigen und das Substrat für die Pflanze nutzbar machen. Ähnlich verhalten sich Sarcanthus, Rhenanthera u. a. Doch gilt das nicht allgemein. Die langen Luftwurzeln einer unbestimmten aus den Philippinen stammenden Vandee verzweigen sich auch ohne Verletzung

Hülle. Natürlich lassen sich keine scharfen Grenzen ziehen gegenüber den Wurzeln mit einschichtiger, bald absterbender Epidermis, unter der eine Exodermis liegt. Vgl. Goebel, Erdwurzeln mit Velamen. Flora 115 (1921).

[1]) M. Raciborski, Botan. Mitteil. aus Java. Flora 95 (1898), p. 346.

ihrer Spitze, ebenso die von Trichoglottis Solerederi und die Nestwurzeln von Grammatophyllum u. a. Wir dürfen wohl annehmen, daß es sich in allen diesen Fällen um eine — früher oder später eintretende — Hemmung im Wachstum der betreffenden Wurzeln handelt, welche die sonst eintretende Unterdrückung der Seitenwurzelbildung aufhebt.

2. Die physiologischen Eigenschaften dieser Luftwurzeln weichen vielfach von den gewöhnlichen Erdwurzeln ab. Sie sind offenbar auch nicht bei allen gleich.

Manche dieser Luftwurzeln haben den positiven Geotropismus verloren und wachsen in beliebiger Richtung, so bei den Vandeen, annähernd horizontal und rechtwinkelig zu dem Sproß aus dem sie entspringen [1]. Die „Nestwurzeln“ von Grammatophyllum u. a. sind offenbar negativ geotropisch.

Dagegen ist der „Haptotropismus“ bei vielen offenbar stärker ausgeprägt, als bei den gewöhnlichen Erdwurzeln, so daß sie sich dem Substrat fest anschmiegen. Bei Vanilla planifolia funktionieren die Wurzeln geradezu als Ranken, die Stützen umschlingen — was offenbar nur durch eine Steigerung einer auch sonst vorhandenen Reizbarkeit zustande kommt. Negativer Heliotropismus ist bei einer Anzahl von Orchideenluftwurzeln festgestellt, aber an den oben erwähnten „Sucherwurzeln“ der Vandeen ist davon nichts zu bemerken. Ob die nach unten gerichteten Luftwurzeln von Rhenanthera Maingagi, welche Czapek abbildet, wirklich negativ heliotropisch sind, wäre wohl erst festzustellen, auch die Frage nach dem Hydrotropismus der Orchideenluftwurzeln scheint mir noch nicht endgültig gelöst.

Bei den Orchideenluftwurzeln, welche dem Lichte ausgesetzt sind, übt dieses vielfach einen Einfluß auf sie aus, der von besonderem Interesse ist, weil wir an ihm mit besonderer Deutlichkeit die Abhängigkeit der Organausbildung von der Außenwelt erkennen können.

Die verschiedenen Arten sind für die Lichtwirkung verschieden empfänglich. Die Empfänglichkeit äußert sich in der Verzweigung, der Dorsiventralität und dem Chlorophyllgehalt.

Der Einfluß auf die Verzweigung tritt deshalb nur wenig hervor, weil die meisten Orchideenluftwurzeln außerhalb des Substrates, wie oben erwähnt, normal überhaupt nicht verzweigt sind.

Bei der erwähnten Vandee von den Philippinen stehen die Seitenwurzeln an den horizontal wachsenden Wurzeln 1. Ordnung annähernd in der Horizontalebene, also rechtwinklig zu dem, hauptsächlich von oben erfolgenden Lichteinfall. (Gelegentlich finden sich Abweichungen.) Dasselbe gibt P. Groom an von den oberen Teilen der aufrecht wachsenden Nestwurzeln von Grammatophyllum. Diese Wurzeln sind also „amphitroph“ (vgl. p. 213), ohne daß man dafür (wie z. B. bei den Seitensprossen einer Araucaria) einen Nutzen angeben könnte. Bei Vanda teres traten an den frei in der Luft ragenden Wurzeln Seitenwurzeln auf, aber nur an den Flanken und auf der Seite (Schattenseite), auf welche auch die Wurzelhaare beschränkt sind. Auch hier war also der Einfluß des

[1]) Die Meinung Czapek's, daß positiver Geotropismus an den Orchideenluftwurzeln fast immer mehr oder minder deutlich nachzuweisen sei, kann ich nicht teilen. Ohne Zweifel finden sich bei den einzelnen Orchideen große Verschiedenheiten. — Eigentümlich ist die Erscheinung, daß die Wurzeln von Taeniophyllum, wenn die Pflanze auf dünneren Zweigen wächst, fast ausschließlich parallel nach unten wachsen, während sie auf dicken Baumstämmen nach allen Seiten hin ausstrahlen. Wenn das auch auf dünneren Ästen der Fall wäre, so würden sich, wie Czapek hervorhebt, die Wurzeln gegenseitig decken. Was die Abwärtsrichtung bedingt, ist nicht bekannt. Man könnte an eine Beeinflussung durch das an den Zweigen herabrieselnde Wasser denken.

Lichtes deutlich erkennbar, er hindert das Auftreten von Seitenwurzeln auf der Oberseite.

Negativ geotropische Luftwurzeln sind bei einigen Orchideen auffallend, bei denen sie dichte Nester bilden, in denen das an den Baumstämmen herabrieselnde Wasser filtriert wird und sich festere Teilchen anhäufen können. So bei Grammatophyllum speciosum, Acriopsis javanica u. a.

Die Frage nach der Fähigkeit der Wurzeln am Lichte zu ergrünen ist neuerdings von A. LIEBERT näher untersucht worden[1]). Er fand, daß von 58 untersuchten Pflanzenarten 46 ihre Wurzeln am Licht ergrünen ließen. Jedenfalls ist also eine größere Anzahl von Pflanzen mit dieser Fähigkeit ausgerüstet — auch solche, bei denen diese Fähigkeit normal nie in Anspruch genommen wird. Weshalb bei andern das Ergrünen unterbleibt wissen wir ebensowenig als weshalb dasselbe für die Epidermis vieler Pflanzen gilt, während andere ihre Leukoplasten ergrünen lassen.

Es ist also keine besondere „Anpassung", wenn die dem Lichte ausgesetzten Orchideenluftwurzeln ergrünen und dadurch in den Stand gesetzt werden, sich bei der Kohlenstoffassimilation zu beteiligen. Das braucht für den Gesamtstoffwechsel der Pflanze ebensowenig wichtig zu sein wie z. B. die Tätigkeit der ergrünten Wurzeln von Menyanthes trifoliata. Hier ist sie offenbar für die Assimilationstätigkeit der Pflanze von keiner weiteren Bedeutung. Ebenso wird es bei Orchideen wie z. B. Vanda tricolor sein, während bei Phalaenopsis-Arten (Fig. 318) die Assimilationstätigkeit der Wurzeln mehr ins Gewicht fallen dürfte. Selbst für Rhynchostylis retusa gibt RACIBORSKI an, daß die Assimilationsfläche der Wurzeln bei dieser großblätterigen Orchidee manchmal ebenso groß sei, als die der Blätter. Die Assimilationsenergie der Wurzeln aber dürfte auch bei gleicher Oberfläche gegen die der Blätter um so mehr zurückstehen, als die ersteren keine Spaltöffnungen haben.

Das Vorhandensein grüner Wurzeln hat ermöglicht, daß bei einigen Orchideen die Blätter als Assimilationsorgane ganz ausfallen konnten — sie treten nur noch als braune Schuppen, welche die Sproßknospe umhüllen, auf. So z. B. bei Aëranthus fasciola und Taeniophyllum. Es sind das (was bei ihrer offenbar nicht ausgiebigen Assimilationstätigkeit ja selbstverständlich ist) langsam wachsende Orchideen, welche das Prinzip sparsamer Oberflächenentwicklung sozusagen auf die Spitze getrieben haben. Ihre Wurzeln liegen entweder alle dem Substrat dicht an — so namentlich bei den Formen, die am meisten der Austrocknung ausgesetzt sind, oder hängen (namentlich in der feuchten Bergregion) zum Teil frei herunter. Was die Entstehung solcher Formen betrifft, so wurde früher[2]) hervorgehoben, daß es nicht notwendig sei eine allmähliche Verringerung der Blätter und Sproßachsen anzunehmen. Die Keimlinge von Phalaenopsis zeigen reduzierte Primärblätter, während die (bei manchen Arten stark abgeflachten) Wurzeln verhältnismäßig stark entwickelt und als Assimilationsorgane auf dieser Entwicklungsstufe wichtiger sind, als die Blätter. Erst wenn die Pflanze erstarkt ist, gewinnen diese größere Bedeutung. Nehmen wir an, daß die Blattbildung auf dem Stadium stehen bleibt, das die Phalaenopsiskeimlinge zuerst aufweisen, so ist mit „einem Sprunge" die Ausbildung von Taeniophyllum erreicht. Derartige Pflanzen können an Standorten gedeihen, welche sonst nur für Flechten und Moose bewohnbar sind, welche periodische Austrocknung ertragen. Die Assimilationswurzeln

[1]) A. LIEBERT, Ergrünungsfähigkeit der Wurzeln. Diss. Kiel 1920.

[2]) GOEBEL, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? Biol. Centralblatt 35 (1915).

sind besonders merkwürdig durch ihre starke Abflachung, die ja bei Taeniophyllum, wie der Name zeigt, früher zu einer Verwechslung mit Blättern geführt hat.

Es wurde früher gezeigt[1]), daß die Abflachung von Orchideenluftwurzeln auf verschiedene Weise zustande kommen kann: einmal durch Anpressung an das Substrat, wobei die Unterseite der Wurzel flach und in der Entwicklung gehemmt wird und dann — auch bei ganz freischwebenden Wurzeln — lediglich durch die Einwirkung des Lichtes. Diese beschränkt sich nicht auf die Abflachung, sie bewirkt auch eine verschiedene anatomische Ausbildung der Licht- und der Schattenseite. Diese kann auf verschiedene Weise hervortreten. Bei den einen

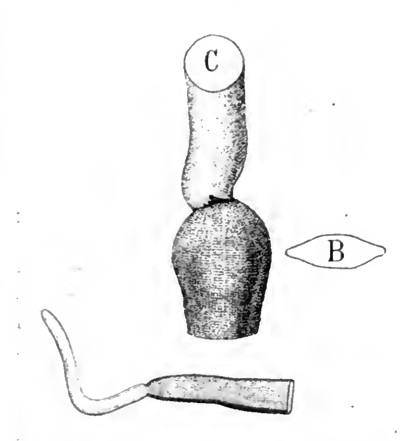


Fig. 1253. Unten eine Wurzel von Taeniophyllum philippinense, deren Spitze am 4. V. 15 in ein verdunkeltes Reagenzglas eingeleitet worden war, etwa 2× am 13. X. 15. Der Neuzuwachs ist nicht dorsiventral, sondern radiär, er betrug in 115 Tagen etwa 1 cm. *B* Querschnitt durch eine dorsiventrale Wurzel von Phalaenopsis Schilleriana, *C* im Dunkeln radiär geworden.



Fig. 1254 (stark verkleinert). Unterer Teil einer Pflanze von Anthurium ellipticum. An dem außerhalb des Substrates befindlichen Teil der Sproßachse hat sich ein dichtes Nest von Wurzeln entwickelt, deren Spitzen meist nach oben gekehrt sind. Sie sind von einem bei Austrocknung weiß erscheinendem Velamen überzogen.

zeigt sie sich darin, daß die Lichtseite der Wurzelspitzen anthocyanhaltig ist, die Schattenseite nicht, und daß nur die letztere Wurzelhaare trägt. Bei anderen tritt eine andere anatomische Struktur und eine Abflachung durch Auswachsen der Seitenflächen auf. Diese Tatsachen wurden schon im allgemeinen Teile (p. 368) besprochen.

Hier seien die früheren Angaben nur durch folgende ergänzt.

1. Die Abflachung ist eine bei den einzelnen Arten sehr verschiedene, sie macht sich auch dort geltend, wo sie so unbedeutend ist, daß eine

[1]) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 551. Daselbst Literatur.

im Dienst der Assimilation stehende Oberflächenvergrößerung nicht in Betracht kommt, so z. B. bei Vanda teres, Cleisostoma u. a.

2. Nach den a. a. O. angeführten Angaben WIESNER's schien es, als ob die abgeflachten, als ausschließliche Assimilationsorgane dienenden Wurzeln von Taeniophyllum im Gegensatz zu allen andern bekannten Wurzeln sich dem Lichtleben so angepaßt hätten, daß sie im Dunkeln gar nicht mehr wachsen können.

Spätere Untersuchungen [1]) zeigten aber, daß diese Annahme nicht zutrifft. Es haben die Taeniophyllumwurzeln in ihrem Bau den höchsten bis jetzt für eine Wurzel bekannten Grad von Dorsiventralität erreicht [2]). Auch hier aber wird diese vom Licht bedingt. Im Dunkeln erzogene Wurzeln waren radiär (auch bezüglich des Vorkommens der Durchlaßzellen)! Es ist wahrscheinlich, daß das auch für Aëranthus fasciola gilt, für welche JANCZEWSKI eine vom Licht unabhängige Entstehung der Dorsiventralität annahm. Ist das der Fall, so sehen wir, daß das Wachstum am Lichte zwar bei manchen Orchideenluftwurzeln tiefgreifende Gestaltveränderungen, namentlich eine auffallende Dorsiventralität bedingt hat. Aber nirgends haben diese Einwirkungen zu erblichen, d. h. von dem veranlassenden Faktor unabhängig gewordenen Veränderungen geführt.

§ 17. Luftwurzeln der Aroideen.

Die Luftwurzeln der Aroideen weisen mehrfach Parallelbildungen zu denen der Orchideen auf.

Das spricht sich aus einerseits darin, daß eine ganze Anzahl davon [3]): Arten der Gattungen Philodendrum, Anthurium, Homalonema u. a. ein (1—6schichtiges) „Velamen" besitzen, andererseits in dem Vorkommen von dorsiventralen und von Nestwurzeln (vgl. Fig. 1255). Über die Funktion des Velamens liegen, soweit mir bekannt, keine eingehenden Untersuchungen vor. Aus Analogiegründen wird man geneigt sein, sie der des Orchideenvelamens gleichzusetzen.

Bei Anthurium ellipticum, einer — vielleicht auf Felsen oder epiphytisch wachsenden [4]) — Art, sind Wurzeln auch außerhalb des Substrates vorhanden, teils nach Art von Nestwurzeln nach oben gekrümmt, teils mehr horizontal verlaufend. Sie besitzen ein mehrschichtiges Velamen. Man überzeugt sich leicht, daß dieses Wasser nicht nur sehr rasch aufsaugt, sondern auch kapillar weiterleitet. Und da zahlreiche „Durchlaßzellen" (die übrigens namentlich auch für den Gasaustausch in Betracht kommen werden) vorhanden sind, so wird eine Wasseraufnahme durch diese stattfinden. Welche Bedeutung diese aber für die großblätterige Pflanze hat, ist damit nicht ermittelt.

Auch an den untersuchten Erdwurzeln dieser Pflanze fand ich übrigens ein Velamen. Erwähnt sei die eigenartige Ausbildung, die das Velamen bei dorsiventralen Aroideenluftwurzeln zeigt [5]). Schon p. 311 wurde das eigentümliche

[1]) GOEBEL, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? Biol. Centralblatt 35 (1915).

[2]) Es fehlen in der Epidermis die Durchlaßzellen auf der Oberseite der Wurzeln von T. philippinense ganz.

[3]) Vgl. die von LEITGEB a. a. O. gegebene Liste; ferner LIERAU, Anatomie der Aroideenwurzeln. Englers botan. Jahrb. IX.

[4]) Leider sind die Standortsangaben für die Beurteilung der Lebensverhältnisse meist ganz unzureichend.

[5]) Vgl. A. RICHTER, Physiolog.-anat. Unters. über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Biblioth. bot., Heft 54 (1901).

Verhalten derjenigen von Pothos celatocaulis angeführt. Die Dorsiventralität der Wurzeln spricht sich nicht nur in ihrer Gestalt (vgl. den Querschnitt Fig. 321), sondern auch in der einseitigen Ausbildung ihres Velamens aus. Ob die Dorsiventralität (etwa wie bei den Isoeteswurzeln vgl. p. 307) eine durch „innere" Gründe oder wie bei den dorsiventralen Orchideenluftwurzeln eine durch Einwirkungen der Außenwelt bedingte ist, ist nicht bekannt [1]). Das nur auf der Außenseite entwickelte Velamen entsteht, wie A. Richter nachgewiesen hat, auch hier durch Teilungen der Dermatogenzellen. Es zerfällt beim weiteren Wachstum in ziemlich unregelmäßige Schuppenfetzen, welche die Außenseite der Luftwurzel ihrer ganzen Länge nach bedecken. (Ähnlich ist es bei Monstera acuminata. Ob vielleicht diese Schuppen an den Wurzeln herabrieselndes Wasser festhalten, aufnehmen und der Pflanze nutzbar machen, wäre näher zu untersuchen.)

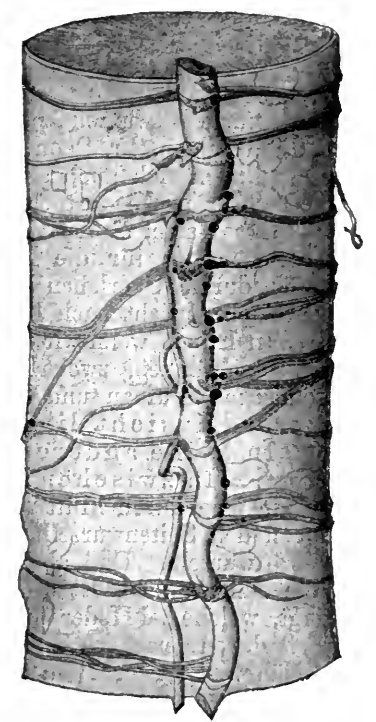


Fig. 1255. Stengel von Philodendron melanochrysum mit vertikalen Nähr- und horizontalen Haftwurzeln. $^1/_6$ nat. Gr. Nach Went.

Die epiphytischen Aroideen sind wahrscheinlich aus Kletterpflanzen hervorgegangen, welche die Verbindung mit dem Erdboden teils ganz aufgegeben haben (wie z. B. manche Anthurium-Arten mit verkürzten Sproßachsen und radiär angeordneten Blättern) teils eine solche durch Bildung von Luftwurzeln gewinnen, die oft sehr beträchtliche Länge erreichen und in Gestalt langer Taue von den Bäumen, auf welche die Philodendron, Monstera-Arten u. a. geklettert sind, herabhängen. Diese Aroideen besitzen dann zweierlei Wurzeln, einmal Haftwurzeln, mit denen sie sich an ihr Substrat anklammern und dann die soeben erwähnten „Nährwurzeln", die sich, wenn sie in den Boden eindringen, in diesem verzweigen und Wasser nebst Aschenbestandteilen aufnehmen.

Die Verschiedenheit im Verhalten von Haftwurzeln und Nährwurzeln [2]) sei an einem Einzelfall geschildert.

Die Haftwurzeln von Philodendron melanochrysum (Fig. 1255) umwinden dicke Baumstämme als horizontale Taue. Sie sind nicht geotropisch, negativ heliotropisch und gegen Reibungs- (Kontakt-)Reize sehr empfindlich. Die Nährwurzeln sind dicker als die Haftwurzeln, sie entspringen auch nicht wie diese auf der dem Substrate zugekehrten, sondern auf der Vorderseite der Philodendron-Sproßachse. Sie wachsen nach dem Boden herunter, hier meist dem Substrat angeschmiegt, bei anderen Aroideen frei durch die Luft. Der Leitbündelzylinder dieser Nährwurzeln zeigt viel Gefäße, wenig Sklerenchym, der viel weniger entwickelte der Haftwurzeln wenige und enge Gefäße und viel Sklerenchym.

[1]) Auch Syngonium album hat stark dorsiventrale Luftwurzeln. Vgl. darüber Went a. a. O.

[2]) Vgl. darüber Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Annales du jardin botan. de Buitenzorg, T. XII, 1893.

Es ist klar, daß die Nährwurzeln erst gebildet werden können, wenn die Pflanze eine gewisse Größe erreicht und das zur Bildung der Nährwurzeln erforderliche Baumaterial bereit hat und daß die Nährwurzeln ihrerseits dazu beitragen, daß manche hierher gehörige Kletterpflanzen ihre bedeutende Größe erreicht haben. Bei den Kletterpflanzen, welche den Zusammenhang mit dem Boden und damit das ursprüngliche Wurzelsystem bald verlieren, oder welche von Anfang an sich auf Bäumen, nicht im Boden ansiedeln, wird also anzunehmen sein, daß aus Erdwurzeln zunächst Haftwurzeln entstanden. Daß aber die Nährwurzeln aus Haftwurzeln hervorgegangen sein sollen, kann man auch aus den bei einigen Aroideen vorkommende Mittelbildungen zwischen Haft- und Nährwurzeln nicht beweisen (vgl. darüber unten). Dasselbe gilt für andere Kletterpflanzen. Die Pandanee Freycinetia imbricata hat keine Nährwurzeln, sondern nur Haftwurzeln, bei Fr. javanica können sich die Haft- zu Nährwurzeln ausbilden, Fr. Bennettii hat gut ausgebildete Nährwurzeln. Haftwurzeln finden sich auch sonst noch bei einer ganzen Anzahl von Kletterpflanzen, Clusiaceen, Artocarpeen, Bignoniaceen, Asclepiadeen u. a.

Es fragt sich, ob die Verschiedenheit der Haft- und der Nährwurzeln, deren Bedeutung für die Pfanzen ja einleuchtend ist, „im Kampf ums Dasein“ durch Überleben nützlicher Variationen zustande gekommen ist?

Meiner Ansicht nach liegt zu einer derartigen Annahme kein Grund vor. Wir haben, wenn wir uns zunächst auf die anatomischen Verschiedenheiten beschränken, zweierlei zu unterscheiden: einmal den allgemeinen anatomischen Aufbau und dann die Gewebeausbildung im Einzelnen. In ersterer Hinsicht liegen zwischen Haftwurzeln und Nährwurzeln keine anderen Verschiedenheiten vor, als sie bei Erdwurzeln zwischen Haupt- und Seitenwurzeln auftreten. Wie jene durch kräftigere Ausbildung, zahlreichere Leitbündel u. a. sich von den Seitenwurzeln unterscheiden, so auch die Nährwurzeln von den Haftwurzeln. Daß aber diese letzteren mehr Sklerenchym entwickeln als die Nährwurzeln, ist offenbar durch dieselben Ernährungsverhältnisse bedingt, welche bei Hedera helix aus der Erdwurzel eine Haftwurzel machen, speziell durch geringere Wasserzufuhr, welche das Wachstum verlangsamt. Die Nährwurzeln erhalten von der Pflanze von vornherein nicht nur organische Baustoffe, sondern auch Wasser in größerer Menge als die Haftwurzeln. Sie gehen damit (bildlich gesprochen!) auch sparsam um, indem sie es alles zu ihrem eigenen Wachstum verwenden und das Auftreten von Seitenwurzeln unterdrücken — Wasserzufuhr bringt Verzweigung zustande.

Mit anderen Worten: In der Arbeitsteilung zwischen Haftwurzeln Nährwurzeln liegt nach meiner Ansicht nicht eine neue in Verbindung mit der epiphytischen Lebensweise entstandene Anpassung, sondern nur 1. eine Ausnützung des auch den Erdwurzeln eigenen Vermögens je nach Ernährungsverhältnissen anatomisch reicher und ärmer ausgestattete Wurzeln hervorzubringen, 2. eine Beeinflussung der anatomischen Ausbildung durch Wasserzufuhr: relativ wasserarme, langsam wachsende und reichlich mit Kohlenhydraten versehene Wurzeln neigen zur Ausbildung mechanischen Gewebes [1]), wasserreiche rasch wachsende nicht. Diese Anschauung läßt es uns auch verständlich erscheinen, weshalb Nährwurzeln erst auftreten können, wenn die Pflanze erstarkt ist, ebenso weshalb in ständig feucht gehaltenen Gewächshäusern die Verschiedenheit von Haftwurzeln und Nährwurzeln nicht oder wenig scharf hervortritt. Daß Haft-

[1]) Was auch bei den Dornwurzeln auffallend hervortritt!

wurzeln und Nährwurzeln nicht nur verschiedene anatomische, sondern auch verschiedene physiologische Eigenschaften haben, kann nicht als Grund gegen unsere Auffassung angeführt werden. Dasselbe gilt auch für Hauptwurzeln und Seitenwurzeln — es sei nur an den Geotropismus erinnert, oder an die verschiedene Länge der wachsenden Region. Ebenso wie die Seitenwurzeln eine kürzere Wachstumszone haben als die Hauptwurzeln, haben die Haftwurzeln eine kürzere als die Nährwurzeln.

Einige epiphytisch wachsende Aroideen besitzen (wie eine Anzahl von Orchideen) Nestwurzeln. So z. B. Anthurium ellipticum Fig. 1254. Die Nestwurzeln bilden negativ geotropisch nach oben wachsend ein dichtes schwammartiges Geflecht, in welchem humusartiger Detritus sich ansammelt. Die Nestwurzeln können bei genügender Feuchtigkeit sich auf ihrer konvexen Außenseite verzweigen[1]). Sie stellen Hemmungsbildungen dar, ähnlich wie die Haftwurzeln von Hedera helix — wenn man sie in feuchtem Substrat kultiviert, wachsen sie weiter und verzweigen sich. Es ist wahrscheinlich, daß die geotropische Reaktion der Nestwurzeln eine durch das Wachsen außerhalb des Substrates veränderte ist und daß dieses Wachstum an der Luft nun die Wachstumshemmung bedingt. Die Nestwurzeln gleichen in dieser Beziehung den Haftwurzeln des Epheu und den Dornwurzeln von Myrmecodia.

§ 18. Reduktion des Wurzelsystems, zweifelhafte Wurzeln.

Ebenso wie bei einigen Pteridophyten ein Verlust der Wurzelbildung eintrat (p. 1015), war dies auch bei einer (viel größeren) Anzahl von Samenpflanzen der Fall.

Dieser Verlust kann in verschiedener Abstufung auftreten. So haben manche epiphytischen Bromeliaceen nur Haftwurzeln, keine Nährwurzeln. Bei anderen ist die Wurzelbildung ganz unterdrückt. Beides ist dadurch ermöglicht, daß diese Pflanzen Wasser und Lösungen unmittelbar durch die Blätter aufnehmen können. Gänzlicher Wurzelverlust konnte natürlich nur eintreten, wenn auch für die Anheftung auf andere Weise gesorgt war.

Daß nur Haftwurzeln bei manchen Bromeliaceen vorhanden sind, könnte man darauf zurückführen, daß die Wurzeln, ähnlich wie dies für die Haftwurzeln von Hedera helix geschildert wurde, infolge der Außenbedingungen eine Hemmung erfahren. Trifft das zu, so müßten sie unter anderen Verhältnissen sich zu „Erdwurzeln“ entwickeln können.

Es gelang mir indes bis jetzt nicht, Tillandsia stricta (einen bei Rio de Janeiro außerordentlich häufigen Epiphyten) durch Einpflanzung in Erde zur Entwicklung eines kräftigen Systemes von Erdwurzeln zu veranlassen. Falls ausgedehntere Kulturversuche zu demselben Ergebnis führen, müßten wir also annehmen, daß die Hemmung der Wurzelbildung nicht auf die Außenbedingungen zurückzuführen ist.

Das ist selbstverständlich auch nicht der Fall bei den gänzlich wurzellosen Pflanzen, die Verkümmerung beruht hier lediglich auf inneren Gründen. Sie kann (aber muß nicht) eintreten wenn entweder andere Organe die Funktion der Wurzeln übernehmen, oder die Lebensverhältnisse die Vegetation ohne Wurzeln gestatten. So besitzt unter den Utriculariaceen nur die Gattung Pinguicula Wurzeln. Genlisea, Polypompholyx und Utricularia sind gänzlich wurzelles. Die Stelle der Wurzeln wird bei den auf dem Lande lebenden Arten dieser Gattungen versehen durch eigentümlich umgeformte Blattorgane (vgl. Genlisea p. 1 ff.; Utricularia p. 118).

[1]) Vgl. W. Bruhn, Beitr. zur experim. Morphol. Flora 101 (1910), p. 143.

Bei den untergetaucht lebenden frei schwimmenden Wasserformen können natürlich auch Haftorgane ganz wegfallen. Daß aber nicht etwa das Leben im Wasser die Wurzellosigkeit bedingt hat, zeigt schon die Tatsache, daß auch die Landformen wurzellos sind.

Auch andere untergetaucht lebende Wasserpflanzen sind wurzellos. So unter den Dikotylen Ceratophyllum und Aldrovandia, unter den Monokotylen die Lemnaceen Wolffia Welwitschii und Wolffiella (Fig. 1226). Daß auch die sehr kleinen auf dem Wasserspiegel schwimmenden Wolffia-Arten (z. B. W. arrhiza) ohne Wurzeln auskommen können, ist leicht verständlich.

Ferner sind wurzellos zwei saprophytisch lebende Orchideen, Corallio-rhiza innata und Epipogon Gmelini. Die Wasseraufnahme durch die Rhizomsprosse genügt bei diesen nur mit Schuppenblättern versehenen Pflanzen. Die in Verbindung mit der saprophytischen Lebensweise erfolgte Rückbildung der assimilierenden und transpirierenden Blattoberfläche hat hier also die Rückbildung der Wurzeln ermöglicht.

Auch unter den Epiphyten finden sich Beispiele: Tillandsia usneoides, bei welcher die Aufnahme von Wasser (und darin gelösten Stoffen) durch die Sproßoberfläche erfolgt und die dadurch, daß sie an ihrer Basis einen Baumast umwindet, den nötigen Halt erhält, ist wurzellos, bei der Keimung tritt Wurzelbildung noch auf, erlischt aber sehr bald.

Alle diese Fälle weisen — da es sich um Pflanzen der verschiedensten Lebenslagen handelt — darauf hin, daß eine direkte Beziehung der Verkümmerung der Wurzeln zu den Standortsverhältnissen nicht vorhanden ist. Eine Verkümmerung der Wurzeln konnte ohne tiefgreifende Schädigung der Pflanze nur eintreten, wenn für Ersatz gesorgt war, oder die Wurzelfunktion entbehrlich war. Aber keine dieser beiden Beziehungen können wir derzeit als Ursache für die Verkümmerung der Wurzeln nachweisen.

Andere Fälle von Rückbildung finden sich bei Parasiten, bei denen die Wurzelfunktion durch Haustorien vertreten ist. Es sei auf die unten zu erwähnenden Beispiele von Cuscuta und Cassytha hingewiesen, die nur im Keimlingsstadium noch Wurzeln — und auch diese stark rückgebildet — aufweisen. Von hier aus ist nur ein Schritt zu den Parasiten, bei denen die Wurzelbildung unter frühzeitig auftretender Haustorienbildung ganz ausfällt (Rafflesiaceen u. a.).

Die Organe, welche bei wurzellosen Pflanzen die Wurzeln ersetzen, sind bei manchen davon ganz wurzelähnlich ausgebildet. Die Rhizome von Coralliorhiza, welche, wie der Gattungsnamen besagt, ursprünglich für Wurzeln gehalten wurden, sind freilich nur für ein sehr ungeübtes Auge mit Wurzeln zu verwechseln. Aber die mit Haaren besetzten Wasserblätter der Salvinia-Arten, die an der Basis der Infloreszenzen mancher Utricularien auftretenden „Rhizoiden“ (Fig. 121), sowie die merkwürdigen „Blattwurzeln“ einiger Drosera-Arten (Fig. 1256) können nur bei genauer Betrachtung von Wurzeln (deren Funktion sie übernommen haben) unterschieden werden — ein Fall der „Anähnlichung“, welcher an die Blattähnlichkeit mancher Phyllocladien erinnert.

Freilich sind die „Blattwurzeln“ einiger Drosera-Arten noch keineswegs vollständig aufgeklärt.

Es handelt sich um eine Sektion australischer Arten, welche Knollen mit Reservestoffbehälter besitzen [1]), welche in der trockenen Jahreszeit

[1]) Diese stimmen der Hauptsache nach überein mit den Knollen von Dr. peltata. Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 63. Auch diese Art besitzt nur wenige

allein übrig bleiben. Beim Austreiben der in der Erde steckenden Knollen wächst der beblätterte bzw. blühende Sproß durch den sandig-humosen Boden, um sich dann schließlich über die Erde zu erheben. Der im Boden steckende Teil des Sprosses ist mit schuppenförmigen Niederblättern besetzt [1]). Von deren Unterseite entspringen mehrere cm. lange Organe, die durchaus wie Wurzeln aussehen und mit zahlreichen langen, dünnen Pilzhyphen gleichenden „Wurzelhaaren" besetzt sind. Nach DIELS [2]) soll ihnen eine Haube fehlen. Indes ist zweifellos die Spitze der von mir untersuchten „Rhizoiden" anders beschaffen, als das etwas weiter hinten

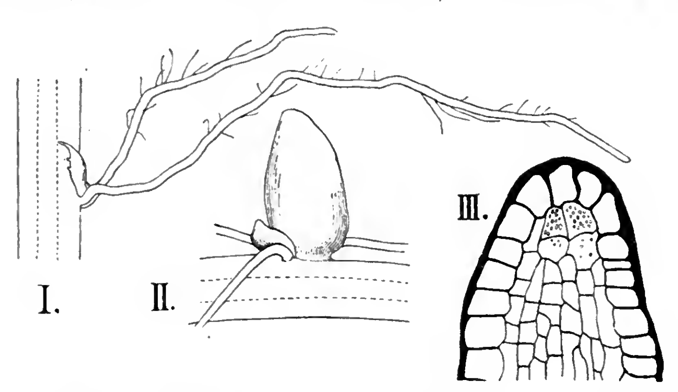


Fig. 1256. Drosera erythrorrhiza. *I* Stück der unterirdischen Sproßachse mit einem Schuppenblatt und zwei „Blattwurzeln". *II* Knöllchen in der Achsel eines Schuppenblattes. *I* und *II* 7×. *III* (stärker vergr.) Längsschnitt durch die Spitze einer Blattwurzel. Das Teilungsgewebe liegt unterhalb der Zellen mit stärkereichem Inhalt, also nicht am Scheitel, sondern von diesem bedeckt.

liegende Gewebe. Hinter der Spitze findet sich das zartwandige, embryonale, in Teilung begriffene Gewebe. An der Spitze sind nach außen dickwandige Zellen, die, wenn sie sich überhaupt teilen, dies jedenfalls viel weniger oft tun, als die dahinter liegenden Zellen (Fig. 1256 *III*). Letztere sind durch die anderen Zellen geschützt. Die unter der Oberhaut liegenden Zellen enthalten verhältnismäßig große Stärkekörner (Statolithenstärke?), ein Zeichen, daß sie nicht etwa Initialen sind. Man muß meines Erachtens zum mindesten von einer Bohrspitze (p. 16) sprechen, die man in ihrer Ausbildung allenfalls vergleichen kann mit der (nicht als Bohrspitze tätigen!) „Wurzelhaube" des Hydrobryum-Thallus. Es liegen also Gebilde vor mit Spitzenwachstum, aber mit einem Meristem, das nicht die Spitze einnimmt. Man kann diese Bohrspitze entweder als eine sozusagen „werdende" oder als eine reduzierte Wurzelhaube auffassen. Im ersteren Falle läge eine ähnliche — wenngleich weniger auffallende — Ausbildung vor wie bei den Marsupien mancher Lebermoose (p. 14, 15). Übrigens ist die embryonale und auch die wachsende Zone sehr kurz — eine Eigenschaft, die mit dem Verhalten der Wurzeln übereinstimmt (vgl. p. 14, 15).

Von den Wurzeln unterscheiden sie sich aber durch ihren Ursprung.

und kleine Wurzeln. Eine „Zwiebel"bildung, die zuweilen für Drosera angegeben wird, kommt nicht vor.

[1]) In deren Achseln bilden sich zuweilen Knöllchen, die offenbar der vegetativen Vermehrung dienen (Fig. 1256 *II*).

[2]) Vgl. DIELS, Blattrhizoïden bei Drosera. Ber. der D. bot. Gesellsch. XXIV p. 189. Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. DIELS konnte ich von ihm in Westaustralien gesammeltes Alkoholmaterial untersuchen, wonach die Angaben im Texte gemacht sind.

Sie entstehen nach DIELS exogen als „basiskoper Auswuchs des Blattgrundes“. DIELS faßt dementsprechend diese „Blattrhizoiden“ als eigenartig modifizierte Auswüchse des Blattgrundes auf, läßt aber ihr Wesen zunächst dahingestellt. Eine Aufklärung könnte wohl die Keimungsgeschichte bringen.

Es sind wohl zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder handelt es sich um sozusagen „ad hoc“ entstandene Neubildungen der Blattunterseite (nach DIELS' Bezeichnung um wurzelartig umgebildete Teile von hypopeltaten Niederblättern), diese würden die sonst fehlenden Wurzeln vertreten. Sie sind dazu imstande vermöge ihres Spitzenwachstums — eine Eigentümlichkeit, die ja auch bei den Laubblättern mancher Droseraceen vorhanden ist. Es ist dieselbe, welche auch die sonderbare Umbildung der Utriculariablätter ermöglicht. Oder die Rhizoiden sind Wurzeln, die exogen entstehen und eine starke Vereinfachung ihrer Wurzelhaube und ihres Baues erfahren haben. Man wird wohl die DIELS'sche Auffassung für die wahrscheinlichere halten, darf aber auch die zweite Möglichkeit nicht aus dem Auge verlieren, ehe sie als nicht zutreffend erwiesen ist. Einstweilen ist ja auch noch nicht entwicklungsgeschichtlich festgestellt, ob wirklich die Rhizoiden Auswüchse der Blätter sind — ich konnte einen Zusammenhang der Rhizoiden mit den Blättern bei Dr. erythrorhiza nicht immer nachweisen, ja ich fand Fälle, in denen die Rhizoiden sicher unabhängig von den Schuppenblättern entstehen. Fälle also, auf welche die oben angeführte DIELS'sche Bezeichnung nicht paßt. Auch sind „hypopeltate“ Schuppenblätter sonst bei Drosera meines Wissens nicht vorhanden. Wo die „Rhizoiden“ aus der Basis der Schuppenblätter zu entspringen scheinen, können sie aus der Sproßachse unmittelbar unter einem Schuppenblatt entstanden sein. Man kann die Blattnatur der Rhizoiden auch in dem Fall, in welchem sie unabhängig von den Schuppenblättern entstehen, noch annehmen. Aber wenn man bedenkt, daß bei den Droseraceen mehrfach eine Reduktion des Wurzelsystems wahrnehmbar ist, so scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß auch Wurzeln vorkommen, deren Bau und Entstehungsart eine Rückbildung erfahren hat. Deshalb möchte ich die Drosera„rhizoiden“ zunächst unter den „zweifelhaften Wurzeln“ anführen.

§ 19. Wurzelbildung der Parasiten, zunächst der Loranthaceen.

Dem verschiedenen Grade des Parasitismus entsprechend ist bei Parasiten von vornherein auch eine verschiedene Ausbildung des Wurzelsystems zu erwarten. Bei Halbparasiten, deren Wurzeln in der Erde leben, wie den Rhinanthaceen und Santalaceen, unterscheiden sich die Wurzeln nicht wesentlich in ihrer Ausbildung von denen autotropher Pflanzen. Als etwas Neues diesen gegenüber kommen nur die Haustorien in Betracht, mittelst derer sie sich mit den Wurzeln von Nährpflanzen in Verbindung setzen. Anders verhalten sich natürlich die Halbparasiten, die mit dem Boden nicht mehr in Verbindung stehen. Mit ihnen mag, da sie besonders lehrreich sind, der Anfang gemacht werden, andere Parasiten sollen im Anschluß daran besprochen, die Haustorien aber gesondert behandelt werden.

1. Loranthaceen. Die Loranthaceen sind in ihrer Mehrzahl Halbschmarotzer, welche auf Bäumen leben. Wenn man versucht hat, sie von Epiphyten abzuleiten, so ist das deshalb zweifelhaft, weil es auch Formen (Nuytsia) gibt, die, wie es scheint, Wurzelschmarotzer sind, ähnlich wie viele Santalaceen. Es ist also auch möglich, daß die Loranthaceen schon Schmarotzer waren, ehe sie auf den Zweigen von Holzpflanzen sich ansiedelten — wozu sie ja durch ihre Fruchtbildung (klebriges Frucht-

fleisch, welches die Verbreitung durch Vögel gestattet) ganz besonders geeignet sind.

Was die Bewurzelung betrifft, so können wir zwei Typen unterscheiden: die einen, vertreten durch zahlreiche tropische Loranthaceen. z. B. Struthanthus-Arten, besitzen noch Wurzeln außerhalb der Wirtspflanze. Diese dienen dem Schmarotzer teils zur Befestigung, teils bilden sie Haustorien, welche in das Gewebe der Nährpflanze eindringen, auch können sie durch Bildung von „Adventivsprossen“ zur vegetativen Vermehrung beitragen.

Daß man diese — schon äußerlich sehr wurzelähnlichen — Organe als Wurzeln zu betrachten hat, scheint mir nach Untersuchung einer Anzahl derartiger Formen nicht zweifelhaft. Zunächst ist klar (was auch von verschiedenen Autoren hervorgehoben wurde), daß solche „extramatrikale Wurzeln“ nur unter Bedingungen möglich sind, unter denen auch bei anderen Pflanzen „Luftwurzeln“ auftreten, d. h. also bei genügender Luftfeuchtigkeit und hinreichender Wasserzufuhr.

Bei Struthanthus marginatus z. B., welcher in der Umgebung von Rio sehr häufig ist, werden solche extramatrikalen Wurzeln in großer Menge gebildet. Die langen Sprosse des Parasiten bedecken oft große Teile des Nährbaumes. Sie halten sich an diesen durch ihre Wurzeln fest und sichern sich durch sie auch eine reiche Wasserzufuhr. Die üppige Entwicklung des Schmarotzers wird sicher gerade durch diese reiche Wurzelbildung ermöglicht.

Die auf Kakteen schmarotzenden, also in einem trockenen Klima lebenden Loranthaceen Chiles[1]) haben ebensowenig solche „extramatrikalen“ Wurzeln als der Loranthus europaeus. Die Viscum-Arten besitzen sie alle nicht.

Wenn wir die genannten Organe für Wurzeln halten, so geschieht das aus folgenden Gründen.

1. Die erste derartige Wurzel entsteht endogen aus der Basis des Keimlings.

2. Die anatomische Struktur (verfolgt bei den Greifwurzeln der oben erwähnten Struthanhus-Art) stimmt mit den Wurzeln der Hauptsache nach überein. Zwar konnte ich keine Endodermis wahrnehmen, aber es liegen eine Anzahl[2]) Gefäßteile um ein umfangreiches Mark herum, und zwischen ihnen Gewebegruppen, die ich für Siebröhrenteile halte, mit denen zusammen auch Zellen mit starker Wandverdickung vorkommen.

3. Das Vorhandensein einer Wurzelhaube wird zwar gewöhnlich in Abrede gestellt. Ich fand aber den Scheitel junger Greifwurzeln mit einem Überzug von Dauerzellen (mit verkorkten Wänden) versehen, welche ich für eine dem Wachsen an der Luft entsprechend umgeänderte Wurzelhaube halte. Diese Wurzelhülle ist zwar von der darunter gelegenen Wurzelrinde nicht scharf abgegrenzt und unter ihr tritt bald ein Phellogen auf. Aber es kann keinem Zweifel unterliegen, daß das embryonale Wachstum nicht an der Wurzelspitze, sondern w e i t e r i n n e n vor sich geht und daß der Scheitel der Wurzel überzogen ist von Dauergewebszellen, deren äußerste jeweils der Zerstörung anheimfallen. Diese gehen aber, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht alle aus dem Phellogen hervor, sondern dieses verstärkt nur die Hülle von Dauerzellen, die ich als eine „nicht scharf abgegrenzte Wurzelhaube“ betrachte. Diese

[1]) Vgl. Reiche, Bau und Leben der chilenischen Loranthacee Phrygilanthus aphyllus. Flora 93 (1904), p. 171.

[2]) Und zwar eine größere, als die sonst bei Dikotylen übliche. Es wurden in einem Einzelfalle 17 gezählt.

Wurzeln scheinen nicht geotropisch zu sein, auch wohl nicht ausgesprochen negativ heliotropisch. Sie verhalten sich bei den verschiedenen Loranthaceen verschieden: bei den einen wachsen sie nur den Zweigen der Nährpflanze entlang und bilden von Zeit zu Zeit große sattelähnlich aufliegende Haftscheiben, welche Haustorien in die Nährpflanze entsenden. Bei anderen sind sie als „Greifwurzeln" ausgebildet, welche sich wie Ranken um eine Stütze herumwickeln, und so den langen schwanken Ästen des Schmarotzers Halt verleihen. Das ermöglicht, daß man die Nährbäume oft ganz mit den Struthanthussprossen überladen findet.

Wenn also auch über die Wurzelnatur dieser Organe kein Zweifel herrschen kann, so zeigen doch sie schon gegenüber den typischen Erdwurzeln eine Anzahl von Abweichungen, die darauf schließen lassen, daß dem ursprünglichen Verhalten der Wurzeln gegenüber Änderungen stattgefunden haben. Einige davon stehen mit den Lebensverhältnissen unmittelbar in Beziehung. So die Verkorkung der äußeren Hülle, auch wohl das Vorhandensein eines umfangreichen — anfangs wohl wasserspeichernden, später teilweise sklerisierten — „Markes".

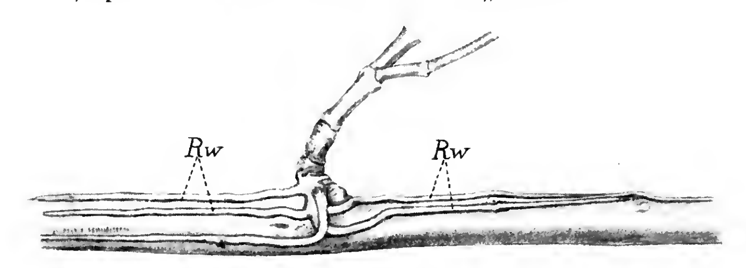


Fig. 1257. Viscum album. Basis einer Pflanze auf der entrindeten Nährpflanze. *Rw* Rindenwurzeln (verkleinert).

Die Frage, wie wir uns die Herkunft der intramatrikalen Organe des Schmarotzers vorstellen sollen, ist dagegen eine viel schwierigere. Es ist dabei zweierlei zu unterscheiden: einmal die „Rindenwurzeln" bei Viscum u. a. und dann die „Senker". Als Rindenwurzeln werden bei Viscum bezeichnet die chlorophyllhaltigen Gewebestränge, die aus der Basis der Mistelpflanze innerhalb der Rinde der Nährpflanze [1]) — wahrscheinlich exogen — entspringen (Fig. 1257). Sie bestehen aus einem zentralen, von Rindenparenchym umgebenen Gefäßbündel, zeigen also nicht mehr die typische Wurzelstruktur. Ebensowenig ist eine typische Wurzelhaube erkennbar: der Vegetationspunkt besteht aus einem ordnungslosen großzelligen Meristem, dessen äußere Zellen gewöhnlich auswachsen, so daß dadurch die ganze Wurzelspitze das Aussehen eines Pinsels erhält. Wie früher schon [2]) halte ich es auch jetzt noch für berechtigt, das die Spitzen der Rindenwurzeln bedeckende Gewebe für eine eigenartig umgebildete Wurzelhaube zu halten, deren haarförmig verlängerte Zellen wohl hauptsächlich durch Ausscheidung von Enzymen das Gewebe des Wirtes auflockern bzw. auflösen, vielleicht auch gelöste Stoffe aufnehmen [3]). Sie

[1]) In sehr seltenen Fällen können sie auch über die Oberfläche der Wirtspflanze heraustreten. Vgl. Männel, Über die Anheftungsweise der Mistel an ihre Nährpflanze. Forstl. naturw. Zeitschr. VI (1897), p. 60.

[2]) Vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 378.

[3]) Wenn auch die Loranthaceen der Hauptsache nach ihrer Nährpflanze nur Wasser und Nährsalze entziehen, so ist es doch nicht ausgeschlossen, daß zum Aufbau der intramatrikalen Teile auch organische Bestandteile des Wirtes Verwendung finden.

stimmen mit den Loranthuswurzeln auch darin überein, daß sie „Adventivsprosse“ erzeugen können.

Die eigentlichen Haustorien verlaufen rechtwinkelig zu den Jahresringen der Wirtspflanze und stellen den Anschluß an deren Wasserleitungsbahnen her. Das erste entsteht unterhalb der Haftscheibe, die an der Basis des Hypokotyls sich bildet, die anderen treten an der Unterseite der Rindenwurzeln auf. Ob man sie als stark umgebildete Wurzeln betrachten kann, scheint mir fraglich. Es wird unten auf die Entstehung der Haustorien einzugehen sein. Wenn wir bedenken, daß der Parasitismus sich in verschiedenen Pflanzenfamilien unabhängig ausgebildet hat, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Saugorgane der Parasiten einen verschiedenen Ursprung haben. Die „Senker“ von Viscum u. a. sind dadurch höchst merkwürdig, daß sie dem Dickenwachstum der Nährpflanze zu folgen vermögen. Der Senker besitzt dort, wo er an der Cambiumzone der Nährpflanze angrenzt, ein Teilungsgewebe, aus dem neue Zellen hervorgehen, deren Wachstum das Längenwachstum des Senkers fast ausschließlich bedingt.

Zwei Möglichkeiten liegen für die Auffassung der intramatrikalen Teile vor. Die eine, vom Verf. 1883 vertretene, ist die, daß die Loranthaceen von vornherein bewurzelte Pflanzen mit reich entwickelten beblätterten Sprossen waren, die an ihren Wurzeln Haustorien bildeten, das Erdwurzelsystem ganz einbüßten, dann die extramatrikalen Wurzeln durch intramatrikale ersetzten und bei manchen Formen die Sprosse immer mehr reduzierten, bis schließlich bei Arceuthobium minutissimum nur noch die Blüten über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten. Der Vegetationskörper wird im letzten Falle offenbar aus den Viscum gegenüber noch mehr vereinfachten „Rindenwurzeln“ dargestellt — die Herkunft der Senker bleibt dahingestellt.

Die andere Möglichkeit, vertreten z. B. von SOLMS-LAUBACH, faßt die Rindenwurzeln + Senker als E i n sehr stark entwickeltes Haustorium auf, läßt also die Wurzelbildung g a n z fortfallen und nur die extramatrikalen Wurzeln noch als solche gelten. Eine s i c h e r e Entscheidung ist derzeit nicht möglich. Wahrscheinlicher scheint mir auch jetzt noch die erste Annahme zu sein, zumal auch andere Parasiten Rückbildungserscheinungen an Wurzeln aufweisen. Neuerdings hat H. MELCHIOR[1]) die Frage namentlich auf Grund des anatomischen Baues der „Rindenwurzeln“ geprüft. Er meint, die Entwicklungsgeschichte des Leitbündelstranges spreche dafür, daß er nur als einziges kollaterales Gefäßbündel aufzufassen sei. Das würde von dem typischen Wurzelbau abweichen. Indes kann hier (ähnlich wie bei den Podostemaceen) im Zusammenhang mit der starken Dorsiventralität der Rindenwurzeln eine Änderung eingetreten sein.

An der Spitze der Rindenwurzeln ist zwar keine typische Wurzelhaube vorhanden. Aber die meristematischen Zellen sind bedeckt von langausgewachsenen schlauchförmigen Dauerzellen. Wie man auch die Rindenwurzeln auffassen möge, jedenfalls können wir bei den Loranthaceen Reduktionserscheinungen wahrnehmen wie sie in analoger Weise auch z. B. bei Rafflesiaceen anzunehmen sind, bei denen gleichfalls schließlich nur noch die Blütensprosse über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten.

O r o b a n c h e besitzt, wie schon früher hervorgehoben wurde, einen ungegliederten Embryo. Dessen Entwicklung bei der Keimung ist durch

[1]) H. MELCHIOR, Über den anatomischen Bau der Saugorgane von Viscum album (Beitr. zur Allg. Botanik, herausg. von HABERLANDT, Bd. II, Heft 2, 1921).

Caspary[1]), später durch Koch[2]) und Hovelacque[3]) sehr eingehend untersucht worden. Schon Vaucher[4]) hatte die merkwürdige Tatsache beobachtet, daß die Orobanchesamen nur im Kontakt mit der Wurzel einer Nährpflanze keimen. Diese Beobachtung wurde von Koch bestätigt — die Samen können monatelang in feuchter Erde liegen, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüßen, sie keimen wenn nachträglich eine Nährpflanze beigepflanzt wird. Aus dem ungegliederten Embryo, an welchem nur der Lage nach ein Stammende und ein Wurzelende unterschieden werden kann, entwickelt sich ein fadenförmiger Keimling (Fig. 1258), der eine durchschnittliche Länge von 1 mm erreicht, und selbstverständlich auf Kosten des Endosperms wächst. Das Wurzelende entwickelt auch bei der Keimung keine Wurzelhaube, trifft es gegen die Nährwurzel, so dringt es in diese ein, dringt bis zum Gefäßkörper der Nährwurzeln vor und bildet so das primäre Haustorium. Es treten im

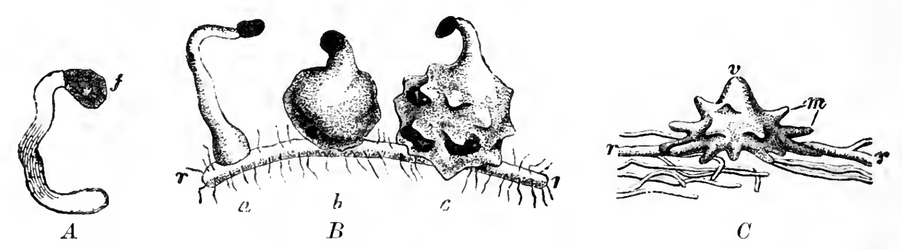


Fig. 1258. (Nach Caspary.) Keimung von Orobanche ramosa. *A* freier Keimling, *f* das von der Samenschale bedeckte Stammende. *B* drei junge Pflänzchen verschiedener Entwicklung auf einer Nährwurzel (*r*). Das am weitesten rechts stehende zeigt die Anlagen von Nebenwurzeln als Protuberanzen, es ist ebenso wie das mittlere mit der Wirtswurzel schon verwachsen, während das links stehende erst die Rinde der letzteren durchbrochen hat und sein Radikularende anschwellen läßt. *C* älteers Stadium einer Keimpflanze mit Nebenwurzeln (*m*), sie sitzt mehreren Nährwurzeln auf, *v* Stammende des Keimlings.

Keimling nun auch Gefäßbündel auf, die sich an den Gefäßkörper der Nährwurzel anlegen, auch die übrigen Gewebe des Haustoriums schließen sich eng an die gleichnamigen der Nährpflanze an, also Epidermis an Epidermis, Parenchym an Parenchym, Siebröhren an Siebröhren, so daß sich der Parasit wie ein Ast der Nährpflanze verhält. Die befallene Wurzel der letzteren bildet um die Basis der Keimpflanze eine Wucherung, in welche hinein die letztere Auswüchse treibt, die mit dem primären Haustorium übereinstimmen; „der junge Parasit sitzt, etwa wie ein starker Zahn, mit seinen Wurzeln in der Achsenwucherung seiner Nährwurzeln". Der außerhalb befindliche („extramatrikale") Teil der Keimpflanze zeigt unterdessen ebenfalls weitere Wachstumsvorgänge. Das Stammende des Keimlings entwickelt sich aber nur selten weiter und wird zu einem Niederblätter und Blüten erzeugenden Sprosse. Gewöhnlich bleibt es auf seiner niederen Ausbildungsstufe stehen und dient nur als Saugorgan, welches die im Endosperm enthaltenen Reservestoffe dem Wurzelende zuführt. Der der Nährwurzel aufsitzende Teil des letzteren schwillt knollenförmig an, während das nicht verdickte Stammende des Keimfadens ab-

[1]) Caspary, Über Samen und Keimung der Orobanchen. Flora 1854.

[2]) Koch, Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887.

[3]) Hovelacque, Recherches sur l'apparail végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées et Utriculariacées. Paris 1888.

[4]) Vaucher, Hist. physiol. III, (1841) 550, „elles naissent de graines très-petites qui ne se développent que lorsqu'elles sont en contact avec les racines des plantes sur les quelles elles vivent." — Die früheren Angaben desselben Autors (in der Monographie des Orobanches) lasse ich hier absichtlich unberücksichtigt, da die hist. phys. später ist.

stirbt. Die Blütensprosse und Wurzeln entstehen an diesem knollenförmigen Basalstück. Die einzelnen Spezies verhalten sich bezüglich der Wurzelbildung nicht gleich: O. rubens z. B. besitzt sehr zahlreiche Wurzeln, O. epithymum fast keine. Die Wurzeln entstehen nahe an der Oberfläche der Knolle exogen, sie haben hauptsächlich die Aufgabe neue Kontaktpunkte mit einer Nährwurzel herzustellen. Es geschieht dies, indem sie sich der Wurzel fest anlegen und eine Zellgruppe in die Nährwurzel einwachsen lassen, wodurch die „sekundären" Haustorien hergestellt sind, die im allgemeinen den primären entsprechen, aber, wie es scheint, nicht wie diese aus Umbildung einer Wurzel hervorgehen, sondern einen ähnlichen Charakter haben, wie die der Rhinanthaceen. Auch die Sproßanlagen entstehen endogen an der Knolle, welche zu dieser Zeit schon eine verkorkte, also nicht mehr entwicklungsfähige Epidermis hat. Die Sproßanlagen, welche aus der Knolle hervorgetreten sind, werden durch die nicht lange funktionierenden Schuppenblätter, welche sie bilden, geschützt, sie entwickeln sich nach und nach zu Blütenständen. Die Wurzeln besitzen keine Wurzelhaare. Teilweise wurde ihnen auch die Wurzelhaube abgesprochen. Indes spricht Koch bei den Wurzeln von O. speciosa von einer schwachen Decke (a. a. O. p. 131) und nach den Angaben von Hovelacque sind am Scheitel der Wurzel Dauerzellen vorhanden, deren äußere sich ablösen. Es ist also eine, wenngleich nicht scharf abgegrenzte und nicht sehr entwickelte Wurzelhaube vorhanden. Eine Rückbildung gegenüber den typischen Wurzeln liegt also ebenso vor, wie im anatomischen Bau, der wie der der Struthanthuswurzeln keine Endodermis erkennen läßt, auch die Siebröhren scheinen zu fehlen, was bei dem begrenzten Wachstum der Wurzeln begreiflich ist. Die aus dem „Hypokotyl" hervorgegangene Knolle stirbt nach der Fruchtreife ab. Es gibt aber auch mehrjährige Arten (z. B. O. Hederae). Bei ihnen bilden sich vom primären Haustorium aus Gewebewucherungen, die man mit den Rindenwurzeln von Viscum vergleichen könnte, zumal sie ähnlich wie diese senkerähnliche Gewebeplatten nach innen bilden. An diesem intramatrikalen Vegetationskörper entspringen dann Blütenprosse.

Cuscuta. Der Embryo ist dadurch merkwürdig, daß sein Wurzelende keine Wurzelhaube hat, es fehlt sogar der ganze Periblemabschuß des Wurzelkörpers. Auch Kotyledonen sind keine vorhanden, oder doch nur andeutungsweise. Es tritt bei der Keimung wie gewöhnlich zunächst das Wurzelende des Embryos aus der Samenschale hervor und dringt in den Boden ein. Die Wurzel lebt aber nur kurze Zeit, sie dient nur dazu, den fadenförmigen Keimling vorläufig im Boden zu befestigen und Wasser herbeizuschaffen. Das Stämmchen nutiert, wenn es an eine lebende Pflanze gelangt, umschlingt es diese. Es findet hierbei das höchst merkwürdige schon von Mohl konstatierte und von Koch bestätigte Verhalten statt, daß Cuscuta im Keimstadium tote Stützen (sowohl aus organischem als aus anorganischem Material) nicht umschlingt, eine Eigentümlichkeit, die wie kaum hervorgehoben zu werden braucht, bei nichtparasitischen Schling- und Rankenpflanzen sich nicht findet, die aber dem chlorophylllosen Cuscutakeimling jedenfalls von Vorteil ist, da er beim Umschlingen einer toten Stütze ebenso zugrunde gehen würde, als ob er eine Stütze überhaupt nicht erreicht hätte. Dagegen findet auf einem späteren Stadium, wenn Cuscuta schon lebende Pflanzen befallen hat, unter Umständen auch ein Umschlingen toter Stützen statt. Die Art, wie Cuscuta eine Nährpflanze umschlingt, stimmt weder mit dem Schlingen der Schling- noch mit dem der Rankenpflanzen ganz überein. Sie windet (im Gegensatz zu den Schlingpflanzen) auch um horizontale und nach abwärts geneigte Stützen, und windet um diese abwechselnd in engen und losen Windungen. An den ersteren treten die Haustorien auf, mittelst deren Cuscuta auf den Nährpflanzen schmarotzt, und zwar gibt ein auf die Stammteile des Parasiten ausgeübter Reiz den An-

laß zur Entstehung dieser Saugorgane, wie KOCH im Anschluß an MOHL näher dargelegt hat. Cuscutakeimlinge z. B., die keine Stütze erreichen, bilden auch nie Haustorien, und die letzteren treten immer nur auf der Innenseite der Windungen, also in Berührung mit der Nährpflanze auf.

Besser „bewurzelt" ist die Cuscuta habituell ähnliche Lauracee Cassytha [1]. In Fig. 1259 ist eine Keimpflanze von Cassytha pubescens abgebildet. Die Hauptwurzel bleibt ganz klein. Aus dem Hypokotyl entspringen einige Seitenwürzelchen, welche obwohl sie sehr kurz bleiben doch genügen, um den Keimling im Boden zu befestigen. Diese Seitenwurzeln entstehen exogen und haben keine Wurzelhaube, auch ihre anatomische Struktur weicht ganz von der sonst üblichen ab. Man kann sie also zwar von Wurzeln ableiten — wofür ihre Stellung spricht —, aber sie haben die typischen Wurzeleigenschaften eingebüßt, und wenn man nur ihre Funktion, nicht auch ihre Herkunft betrachtet, könnte man sie auch als „Hapteren" (Haftorgane) bezeichnen. Wir trafen bei den „Hapteren" der Podostemaceenwurzeln Organe an, bei denen gleichfalls die Herkunft von Wurzeln angenommen wurde.

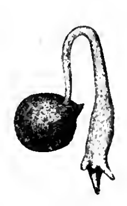


Fig. 1259. Cassytha pubescens. Keimpflanze. Am Hypokotyl „Wurzel"anlagen.

§ 20. Haustorien.

Hier haben wir es nur mit der Frage zu tun, ob die Haustorien (von denen wir die Rindenwurzeln von Viscum trennen) sich von Wurzeln ableiten lassen oder nicht. Die Entscheidung darüber wird erschwert durch die außerordentliche Verschiedenheit in ihrer Ausbildung. Bei Orobanche z. B. unterscheidet HOVELACQUE einzellige aus der äußersten Zellschicht der Orobanchewurzel hervorgegangene Haustorien und mehrzellige aus mehreren Oberflächenzellen hervorgegangene dicke unverzweigte und dicke verzweigte. Die beiden letzteren Kategorien sind bei weitem die verbreitetsten. Bei den stärksten Haustorien soll eine ähnliche radiale Leitbündelstruktur wahrnehmbar sein wie in den Wurzeln. Das wäre dann die letzte Erinnerung an die Wurzeleigenschaften. Die anderen müßte man als stark reduzierte Bildungen auffassen, an denen die Entwicklung des eigentlichen Haustorialkörpers mehr oder minder unterbleibt.

Bei Cuscuta hat man für die Deutung des Haustoriums als Wurzel auch seine „endogene" Entstehung angeführt.

An dem Haustorium sind, wie bei den Rhinanthaceen, zu unterscheiden der eigentliche, in die Nährpflanze eindringende Haustorialkern der der Saugfortsatz und die Ansatzfläche. Es finden sich am Stengel der Cuscutapflanze hier vier Rindenzellschichten. Die Ansatzfläche wird durch die Epidermis und die unter ihr liegende erste Rindenlage, deren Zellen wachsen und sich periklin teilen, gebildet. Der Haustorialkern bildet sich namentlich aus Zellen der zweiten, aber auch der tieferen Rindenlagen. An seiner Spitze stehen langgestreckte „Initialen". Diese wachsen gegen die Nährpflanze hin, durchbrechen die Ansatzfläche und die Epidermis des Nährstengels und gelangen so in das Gewebe des letzteren. Dort zeigt das Haustorium ein sehr merkwürdiges Verhalten: Sobald der Haustorialkern in die Rinde der Nährpflanze eingedrungen ist, beginnen die „Initialen" desselben ein selbständiges Wachstum, sie wachsen zu Schläuchen aus, die wie ein Pilzmycel das Gewebe der Nährpflanze nach allen Richtungen durchwuchern. Im Zentrum des Haustorial-

[1]) Vgl. M. MIRANDE, Recherches sur la développement et l'anatomie des Cassythacées. Ann. sc. nat. bot., 9. sér. t II, 1905. Daselbst weitere Literatur. Die Angaben im Text nach eigener Untersuchung.

kerns beginnt nach einiger Zeit Gefäß- oder vielmehr Tracheidenbildung, es bildet sich ein den Haustorialkern durchziehender Tracheidenstrang, der sich an das Gefäßbündel des Cuscutastämmchens ansetzt.

Koch meint (a. a. O. p. 52), ihrem Bau, wie ihrer Anlage nach stimmen die Haustorien mit den Wurzeln nicht im geringsten überein. Auch ich sehe keinen gewichtigen Grund dafür, sie für Wurzeln zu halten, sie entstehen zwar endogen, aber doch anders als die gewöhnlichen Wurzeln. Eher könnte man daran denken, sie mit den an den Stengeln vieler nicht parasitischer Convolvulaceen vorkommenden Stacheln oder Warzen zu vergleichen [1]), die dann allerdings eine bedeutende Abänderung erfahren hätten.

Auch die Haustorien, welche an den Wurzeln der Rhinanthaceen entstehen, können zuweilen auf einzelne Zellschläuche verringert sein. Man kann die Haustorien also nicht mit Sicherheit von Wurzeln ableiten, sondern kann auch annehmen, daß es sich ebenso um infolge chemischer Reize entstandene Neubildungen handelt, wie dies doch zweiffellos bei den Haftscheiben der Fall ist, welche an der Berührungsstelle mit einer Nährwurzel zuerst entstehen, auf ihrer Unterseite bildet sich dann ein Haustorium.

Aus den angeführten Beispielen geht hervor, daß bei Parasiten vielfach ein Verlust der Eigenschaften eintritt, die wir oben als charakteristisch für die Wurzeln bezeichneten. Verloren gehen kann die endogene Entstehung, die Wurzelhaube, die Abgrenzung des Zentralzylinders, die Eigenart seines Aufbaues, so daß man schließlich bezweifeln kann, ob überhaupt noch eine Wurzel vorliegt. Daß man diese Rückbildung insofern vorteilhaft finden könnte, als dadurch Material erspart wird, das nun für die sonstigen Organe — schließlich für die Samen — verwendet werden kann, scheint mir wenig einleuchtend. Denn die Materialersparnis, welche z. B. durch den Wegfall einer Wurzelhaube bei Cuscuta erzielt wird, ist eine äußerst geringe, und gerade ein Parasit braucht keine ängstliche Sparsamkeit zu üben. Es wäre auch keine befriedigende Vermutung, wenn man annehmen wollte, Verkümmerungen kommen überall vor, können sich aber erhalten, wenn sie keine lebenswichtigen Eigenschaften der Organe betreffen. Noch weniger die, die Verkümmerung erfolge, weil die betreffenden Gebilde nicht mehr in Anspruch genommen werden. Diese „Erklärungs“-versuche sind doch alle nur Umschreibungen der Tatsachen. Sagen wir also lieber wir wissen nicht, weshalb die Verkümmerung erfolgt, und weshalb sie bei den einzelnen Parasiten in verschiedenem Grade auftritt. Es gilt das ja nicht nur für die Wurzeln, sondern auch für die Sprosse, und teilweise für die Samenanlagen. Wenn die Sproßbildung auf die Blütenbildung beschränkt wird, so ist das natürlich durch den Parasitismus e r m ö g l i c h t. Aber eine durch Naturauslese gezüchtete Anpassung vermag ich darin nicht zu sehen.

Wahrscheinlicher erscheint mir folgende Annahme: Bei den gewöhnlichen autotrophen Pflanzen hängt die Organbildung ab von chemischen Reizen, die im Verlauf der Entwicklung auftreten, wenn man einen Namen haben will, von Hormonen. Der Parasitismus bringt eine Abänderung der chemischen Beeinflussung mit sich, die zu einer Schwächung oder gänzlichen Unterdrückung dieser Hormone führt. Dadurch findet dann eine unvollständige Ausbildung oder Unterdrückung bestimmter Organe — in unserem Falle der Wurzeln — statt. Dieser Vorgang kann natürlich nur dann ohne Schaden eintreten, wenn der Parasitismus das ermöglicht. Aber — und das soll die ganze Hypothese ausdrücken — er braucht für den

[1]) Vgl. Meehan, Ref. in Just, Botan. Jahresber. 21, 2 (1893), p. 325.

Parasiten durchaus nicht von Nutzen zu sein und ist auch nicht durch „Nichtgebrauch“ herbeigeführt.

Jedenfalls sehen wir daß auch unsere Vorstellungen über „Umbildung“ letzten Endes nur begrenzte sind. Wenn eine „Wurzel“ wie die von Cassytha schließlich alle Wurzeleigenschaften außer dem Ort des Vorkommens verliert, dann können wir sie in Ermangelung von Übergangsstufen nur noch vermutungsweise, in rein geschichtlichem Sinne, als Wurzeln bezeichnen.

§ 21. Allgemeine Beziehungen der Vegetationsorgane bei Parasiten.

Wenn wir die Herkunft der Haustorien zunächst dahingestellt sein lassen und sie nur ihrer physiologischen Funktion entsprechend als Haustorien bezeichnen, können wir sagen, daß jemehr die Haustorien sich zu einem intramatrikalen Vegetationskörper entwickeln, desto mehr eine Reduktion der Sproßbildung stattfinden kann.

Diese wurde schon bei den Loranthaceen erwähnt. Bei andern Parasiten ging sie in zweifacher Weise vor sich: wir können unterscheiden den Orobanchetypus und den Rafflesiaceentypus.

Der Orobanchetypus ist dadurch ausgezeichnet, daß bei der Keimung zwar das Sproßende des Embryos gewöhnlich verkümmert, aber das Hypokotyl zu einem extramatrikalen Knöllchen anschwillt, an welchem Neubildung von Organen stattfindet. Bei Orobanche sind dies, wie oben dargestellt, nur Wurzeln und Blütenstände, an jeder Knolle tritt nur Einer auf. Von diesem einfachsten Falle ausgehend können nun die Hypokotylknollen eine weitere Ausbildung erfahren, namentlich bei den Balanophoreen. Auf den merkwürdig zusammengesetzten Bau der Balanophoreenknollen kann hier nicht eingegangen werden.

Es sei nur daran erinnert, daß sie eine Doppelbildung darstellen, indem in die Hypokotylknolle der Parasiten hinein auch Gewebestränge der Nährpflanze wachsen. Die Wurzelbildung ist vollständig verschwunden. Die Knollen lassen sich wie es scheint folgendermaßen anordnen [1]).

1. Die Knolle vergrößert sich stark und bringt so eine größere Zahl von Infloreszenzen hervor (Scybalium fungiforme).

2. Die Knolle bildet unregelmäßige Auswüchse, deren jeder endogen eine Infloreszenz erzeugt (Balanophora).

3. An der Knolle entstehen längere Zeit fortwachsende Auswüchse. Diese bilden sich, wie es scheint, teils endogen (Helosis) teils exogen (Langsdorffia). Im ersteren Fall könnte man sie vielleicht als vegetativ gewordene Infloreszenzen betrachten, ähnlich wie die Ausläufer von Fragaria und anderen Rosaceen. Doch fehlt eine Untersuchung der Vegetationspunkte und da ihre Spitze wie es scheint nicht zur Infloresbildung übergehen kann, so wird es einfacher sein, sie mit denen von Langsdorffia gleichzusetzen. Es legen sich diese Knollenausläufer auch an Wurzeln der Nährpflanze an und entwickeln dort Haustorien und neue Knollen, andererseits entstehen an ihnen endogen Infloreszenzen.

Die Knollenauszweigungen von Langsdorffia scheinen nach den Eichlerschen Abbildungen exogen zu entstehen — dasselbe gilt wohl für die kantigen lange fortwachsenden unterirdischen Hydnoratriebe.

---

[1]) Das Folgende gibt nur die Auffassung des Verf. wieder, die durch neue Untersuchungen zu prüfen sein wird. Vgl. die Abbildungen in Engler-Prantl, Die Nat. Pflanzenfamilien.

Untersucht wurde Hydnora africana, leider nur an unzureichendem trockenem Material. Aus der Knolle entspringen horizontal unter dem Boden verlaufende, blattlose, etwa fingerdicke, am Ende kegelförmig verjüngte wurzellose Ausläufer, die 5—6 Längsrippen haben. Sie können, wenn sie in Berührung mit der Wurzel einer Nährpflanze kommen, Haustorien in diese entsenden. Umhüllt sind sie von einem korkartigen Gewebe, das auch den Vegetationspunkt bedeckt. An den Rippen entstehen unter dem Korkmantel, also endogen die Blüten, welche über den Erdboden treten. Die kleinen Höcker, die man vielfach an den Rippen antrifft, darf man wohl als abortierte Blütenanlagen betrachten.

Der anatomische Bau der Ausläufer, die eine ausgiebigere Blütenbildung ermöglichen, stimmt auch hier mit dem der Sproßachsen überein. Sie wurden oben (p. 1252) mit den Knollen der Dioscoraceen verglichen, die als Auswüchse des Hypokotyls entstehen.

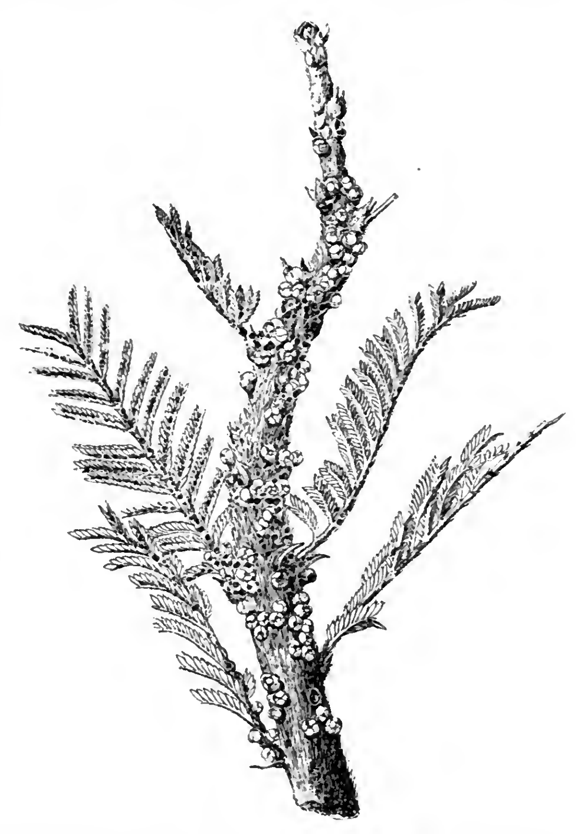


Fig. 1260. Pilostyles Ulei Solms. Es sind nur die kleinen Blüten des Schmarotzers auf Sproßachse und Blattspindeln eines Zweiges von Mimosa setosissima, auf der er schmarotzt, sichtbar.

Bei den Rafflesiaceen ist ähnlich wie Arceuthobium minimum der extramatrikale Teil des Parasiten beschränkt auf die Blüten. Die Haustorien stellen allein den Vegetationskörper dar, der entweder die Wurzel der Nährpflanze durchwuchert, wie bei Rafflesia und Brugmansia, oder die Sproßachsen. So bei Pilostyles, von der in Fig. 1260 eine brasilianische auf Mimosa setosissima Taub. schmarotzende Art abgebildet ist [1]). Wenn man den Vegetationskörper dieses Parasiten als „Thallus" bezeichnet, so ist dies natürlich nur ein Ausdruck für eine äußere Ähnlichkeit. In Wirklichkeit liegen reich entwickelte selbständig fortwachsende Haustorien vor.

Auf der Oberfläche des Sprosses der Nährpflanze erscheinen nur die kleinen Blüten des Schmarotzers.

Der Vegetationskörper dieser Rafflesiacee ist ähnlich beschaffen, wie der von Solms beschriebene von Pilostyles aethiopica, welcher in den Zweigen

[1]) Bezüglich der Artbezeichnung vgl. Ule, in Ber. der deutschen botan. Gesellsch. 33, p. 473, bezügl. des „Thallus", der Blütenentwicklung usw. Endriss, Monographie von Pilost. ingae (P. Ulei Solms-Laub.). Flora 91 (1902), p. 209 ff.

einer Caesalpiniacee, der Berlinia paniculata schmarotzt. In der sekundären Rinde des Wirtes verlaufen Stränge, die ohne Gefäßbündel sind, und von denen schmale, plattenförmige Äste abgehen, die, radial gegen den Holzkörper wachsend, von diesem allmählich als „Senker“ umschlossen werden. Laubsprosse finden sich hier wie bei allen Rafflesien nicht, die einzigen Sprosse, welche als „Adventivknospen“ im Innern des „thallodischen Vegetationskörpers“ entstehen und durch die Rinde des Nährzweiges hervorbrechen, sind die Blütenknospen, ähnlich wie am Mycel eines endophytischen Pilzes z. B. einer Peronospora die Fruchtträger (hier die Conidienträger) entspringen und über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten. Schon bei P. Ulei kommen „Haustorialfäden“ vor. Noch mehr ist dies der Fall bei einer anderen Pilostyles-Art, dem Pilostyles Hausknechtii [1]). Es schmarotzt diese Rafflesiacee auf Astragalus-Arten. Die Blütensprosse treten auf den Basalstücken der Blätter zutage. Auf jungen Entwicklungsstadien zeigt sich, daß die Blütenknospen einer polsterförmigen, unregelmäßig begrenzten, in fester und enger Verbindung mit dem Gewebe des Astragalusblattes stehenden Gewebemasse des Parasiten aufsitzen, dem Floralpolster. Derartige Floralpolster finden sich regelmäßig zwei in dem Blatte, wo sie zur Entwicklung gelangen, nach der Blütezeit gehen sie zugrunde. Der intramatrikale Vegetationskörper des Parasiten, der diese „Floralpolter“ erzeugt, besteht aus einfachen Zellsträngen, die Solms ihrer Ähnlichkeit mit einem Pilzmycelium halber auch direkt als Mycelium bezeichnet. Es ist hauptsächlich im Marke des Astragalussprosses verbreitet, seine Äste dringen aber auch in die Gefäßbündel, durchsetzen die Markstrahlen, verbreiten sich in Form unregelmäßig geschlängelter Fäden in der Rinde und schließen sich endlich irgendwie an die jungen Floralpolster an. Es gelingt mit Leichtigkeit, dies „Mycelium“ bis in den Vegetationspunkt zu verfolgen; in einer Region, in welcher noch kaum die Scheidung von Rinde und Mark erfolgt ist, ist es reichlich vorhanden. — Es konnte sogar mit Bestimmtheit bis unter die äußersten Zellagen des Scheitels verfolgt werden (Solms a. a. O., p. 68). Die Floralpolster entstehen aus diesem Mycelium, indem in ein Blatt bald nach dessen Entstehung Mycelfäden eintreten, in seiner Basis anschwellen, und durch Teilung ihr Ende in ein Netz unregelmäßig polyedrischer Zellen umwandeln, das später zum Floralpolster anschwillt. Endogen, wie es scheint, entsteht auf demselben die Blütenknospe, die von P. Ulei bildet sich exogen.

§ 22. Rückblick.

Die Ergebnisse der vergleichend organographischen Betrachtung des Wurzelsystems lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen:

1. Die ursprünglichen, typischen Wurzeln, von denen sich alle anderen ableiten lassen, sind die Erdwurzeln.

2. Deren charakteristische Eigenschaften stehen in leicht erkennbarer Beziehung zu ihrer Funktion.

3. Alle diese Eigenschaften können aber sich ändern und verschwinden, so daß schließlich z. B. bei Parasiten wie Cassytha wurzelähnliche Gebilde zustande kommen, die — abgesehen von der Blattlosigkeit — keine der typischen Wurzeleigenschaften mehr besitzen.

4. Die Wurzeln können zu chlorophyllhaltigen Assimilationsorganen, zu Ranken, Haftwurzeln, Dornen, Speicherorganen usw. umgebildet sein. In diesen Fällen (soweit sie bis jetzt näher untersucht sind) läßt sich

[1]) Solms-Laubach, Über den Thallus von Pilostyles Hausknechtii. Bot. Zeit. 1874 Nr. 4 und 5.

zeigen, daß die Umbildung entweder durch Beeinflussung von anderen Organen der Pflanze oder durch äußere Einwirkungen bedingt ist.

Sachs hat in einer geistvollen Abhandlung[1]) die Frage aufgeworfen, ob die Wurzeln der Epiphyten neue Eigenschaften aufweisen, oder nur solche, welche bie echten Erdwurzeln ohnedies schon besitzen, die aber bei ihnen oft gar nicht hervortreten, sondern latent bleiben. Er hat letztere Frage bejaht, deshalb, weil auch Erdwurzeln z. B. ageotropisch, hydrotropisch, haptotropisch und negativ heliotropisch sein können, Eigenschaften, welche bei Epiphytenwurzeln oft in besonders auffälliger Ausbildung auftreten. Es ist klar, daß dieser Frage eine fundamentale Bedeutung für die Auffassung der Entstehung von Anpassungen zukommt: in dem einen Falle handelt es sich um eine Ausnützung von Eigenschaften, welche die Wurzeln schon haben, aber vielfach nicht hervortreten lassen, weil es an den Bedingungen dafür fehlt, im anderen um das Auftreten neuer Eigenschaften — sei es durch Anhäufung kleiner nützlicher Variationen, sei es auf andere Weise.

Eine sichere Beantwortung der Frage ist deshalb nicht leicht, weil die Eigenschaften (auch die latenten) der Erdwurzeln gewiß nicht bei allen Pflanzen dieselben sind. Ein einfaches Beispiel mag das zeigen: viele Erdwurzeln haben die Fähigkeit, bei Lichtzutritt zu ergrünen — eine Fähigkeit, die bei fast allen latent bleibt — aber durchaus nicht allen zukommt[2]). Ebenso haben z. B. manche Orchideenwurzeln die Fähigkeit, bei einseitiger Beleuchtung dorsiventral zu werden — andere nicht. Und diese Fähigkeit tritt in sehr verschiedenem Grade auf, auch da, wo sie biologisch nicht oder nur in ganz untergeordnetem Grade in Betracht kommt.

Wenn nun auch im Einzelfall es nicht immer möglich ist, zu entscheiden, ob eine Wurzel eine neue oder nur eine vorher latent gewesene Eigenschaft aufweist, so spricht doch sehr viel dafür, daß die Sachs'sche Auffassung (mit dem oben gemachten Zusatz, daß nicht alle Erdwurzeln dieselben Eigenschaften haben) eine im wesentlichen zutreffende ist. An dem Vorhandensein von „latenten" Eigenschaften des Erdwurzelsystems ist nicht zu zweifeln, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß diese Eigenschaften bei den Erdwurzeln verschiedener Pflanzen dieselben waren. Vielmehr konnten die einen von vornherein für abweichende Lebensverhältnisse geeigneter sein, als andere. So sahen wir, daß die Erdwurzeln mancher Pflanzen ein Velamen haben. Diese Eigenschaft war offenbar eine solche, welche die Annahme einer epiphytischen Lebensweise erleichterte. Aber sie trat nur bei einer Anzahl von Monokotylen auf. Nicht alle Wurzeln sind imstande, Hemmungsbildungen wie die Haftwurzeln des Epheu und die Dornenwurzeln von Myrmecodia zu bilden. Bei denen, die es können aber handelt es sich unserer Ansicht nach nicht um eine allmählich erworbene, sondern um eine von vornherein vorhandene Eigentümlichkeit. Es wurde das oben auch für den Unterschied zwischen Haftwurzeln und Nährwurzeln auszuführen versucht.

Man kann freilich sagen, daß wir jetzt z. B. kein Beispiel normal negativ geotropischer Erdwurzeln kennen, während wir negativ geotropische Atemwurzeln bei Sumpfpflanzen oben anzuführen hatten. Denn die nach oben wachsenden Wurzeln, die man z. B. erhält, wenn man Baumwurzeln mit Erde bedeckt, sind, wie es scheint, ageotropisch. Indes

[1]) J. Sachs, Über latente Reizbarkeiten. Flora 1893, p. 1.

[2]) Dabei ist die Fähigkeit zu ergrünen in keiner nachweisbaren Beziehung zu den Lebensverhältnissen.

sind unsere Kenntnisse darüber noch recht mangelhafte, namentlich auch was die Umstimmung des Geotropismus betrifft. Eine sichere Entscheidung wird sich derzeit ebensowenig treffen lassen wie über die weitere Frage, ob Eigenschaften der Erdwurzeln bei den Epiphyten usw. eine Steigerung erfahren haben. So wissen wir, daß manche (nicht alle) Erdwurzeln negativ heliotropisch sind, eine für Erdwurzeln anscheinend gleichgültige Eigenschaft. Bei Luftwurzeln von Orchideen usw. ist negativer Heliotropismus wahrscheinlich viel weiter verbreitet, als bei Erdwurzeln. Aber da, wie oben ausgeführt wurde, die Eigenschaften der Erdwurzeln von den verschiedenen Pflanzen nicht durchaus übereinstimmen, so ist ein Vergleich schwierig.

Dritter Abschnitt.

Der Sproß.

Vorbemerkung: Die Haupteigenschaften der Sprosse der Samenpflanzen sind schon im allgemeinen Teile erörtert worden. Hier gilt es nur die Mannigfaltigkeit der Sproßbildung an einer Anzahl von Beispielen zu schildern und sie unserem Verständnis näher zu bringen.

Daß diese Mannigfaltigkeit eine größere ist als bei der Wurzel, hängt damit zusammen, daß auch die Lebensverhältnisse der Sprosse mannigfaltiger sind als die der Wurzeln. Solange es sich bei den letzteren um die unter ziemlich gleichförmigen Lebensverhältnissen lebenden Erdwurzeln handelte, war auch die Mannigfaltigkeit der Organbildung keine sehr auffallende. Lebhafter wurde sie erst, als wir uns zu Wasserpflanzen wie Podostemaceen, Epiphyten wie die Orchideen oder zu den Parasiten wandten.



Fig. 1261. Crassula pyramidalis. Junge Pflanze in nat. Gr.

Dabei tritt uns auch bei den Sprossen entgegen wie verschieden die Organbildung bei verschiedenen unter annähernd gleichartigen Verhältnissen lebenden Pflanzen vor sich geht.

Betrachten wir z. B. die Abbildung 1261, so sehen wir sofort, daß es sich um eine „xerophile“ Pflanze handelt. Man könnte glauben, einen vierkantigen Kaktus oder eine Euphorbia mit Streifen auf dem vierkantigen Stamme vor sich zu haben. Es ist aber eine vierzeilig beblätterte Pflanze, Crassula pyramidalis, deren in vier Reihen angeordnete Blätter so dicht aufeinander liegen, daß eigentlich nur die Seitenkanten der Blätter noch unter dem Einfluß des Lichtes für die Kohlenstoffassimilation in Betracht kommen! Die Transpiration ist hier natürlich gegenüber einem Sprosse mit gestreckten Internodien sehr erheblich heruntergesetzt, auch das Wachstum wird entsprechend der geminderten Assimilationstätigkeit nur ein langsames sein. Die Pflanze hat sozusagen morphologisch noch Blätter, physiologisch nicht. Da die Blätter in ganz besonderer Weise die Mannigfaltigkeit der Sproßbildung bedingen, so sei ihnen das I. Kapitel gewidmet.

Erstes Kapitel.

Blattbildung.

§ 1. Einleitung.

Vergleich der Blätter der Samenpflanzen mit denen der Pteridophyten.

Die Beziehungen der Blätter zu den anderen Organen der Samenpflanzen sowie deren Symmetrieverhältnisse wurden im allgemeinen Teile geschildert — es braucht deshalb nicht noch einmal darauf eingegangen zu werden. Ebensowenig ist ein Vergleich der Blattbildung der Samenpflanzen mit der der Gefäßkryptogamen hier erforderlich. Daß beide miteinander viel Gemeinsames haben, zeigt schon die oberflächlichste Betrachtung. Die Blätter der Cycadeen (und noch mehr die von Ginkgo) lassen sich ungezwungen (wie unten zu erwähnen sein wird) an die der Farne anschließen — nur tritt das für diese eigentümliche Spitzenwachstum bei den Cycadeen schon sehr zurück — bei den meisten Angiospermen erlischt es noch früher, womit eine Anzahl weiterer eigentümlicher Wachstumserscheinungen verbunden ist.



Fig. 1262. Euphorbia bubalina. Keimpflanze ($^1/_2$). Der Stengel ist von den Blattpolstern berindet.

Namentlich gilt dies auch für die Anordnung der „Blattnerven", welche bei den Farnen, wie wir sahen, sehr enge mit der Wachstumsverteilung im Blatte zusammenhängt. Nur bei Gingko und einigen Cycadeen ist die „gabelige", offene Nervatur der Farnblätter noch ganz oder teilweise erhalten. Bei den übrigen ist das Blatt durchzogen von einem Netz von Leitbündeln, die sich nicht mehr auf eine gabelige Nervatur zurückführen lassen, während dies selbst bei den Farnen der Fall ist, bei welchen die Nerven miteinander in Verbindung stehen und so ein Netz bilden, das äußerlich (aber nicht in seinem Zustandekommen) dem bei den meisten Samenpflanzen vorhandenen gleicht. In diesem Fall kann man gegenüber der primitiveren nach dem Blattrand hin offenen Nervatur von einer geschlossenen sprechen und annehmen, daß die gabelige Verzweigung deshalb in den Hintergrund getreten sei, weil die Netzbildung verfrüht auftritt (bei einfachen Blättern unterbleibt sie natürlich ganz).

§ 2. Blatt und „Blattansatz“[1]).

Die beblätterten Sprosse zeigen in dem Verhalten zwischen Blatt und Sproßachse zwei Extreme: in dem einen bedecken die Blätter bzw. ihre unteren Teile, die „Blattansätze“ (Blattpolster) im entfalteten Zustand die Sproßachse vollständig, eine freie Sproßachsenoberfläche zwischen den Blattansätzen tritt also nicht zutage (vgl. z. B. Fig. 249 Thuyopsis dolobrata und Fig. 1262) — im andern sind die Blätter bzw. Blattansätze beschränkt auf die Knoten — zwischen denen freie, nicht von Blattansätzen bedeckte Internodien hervortreten.

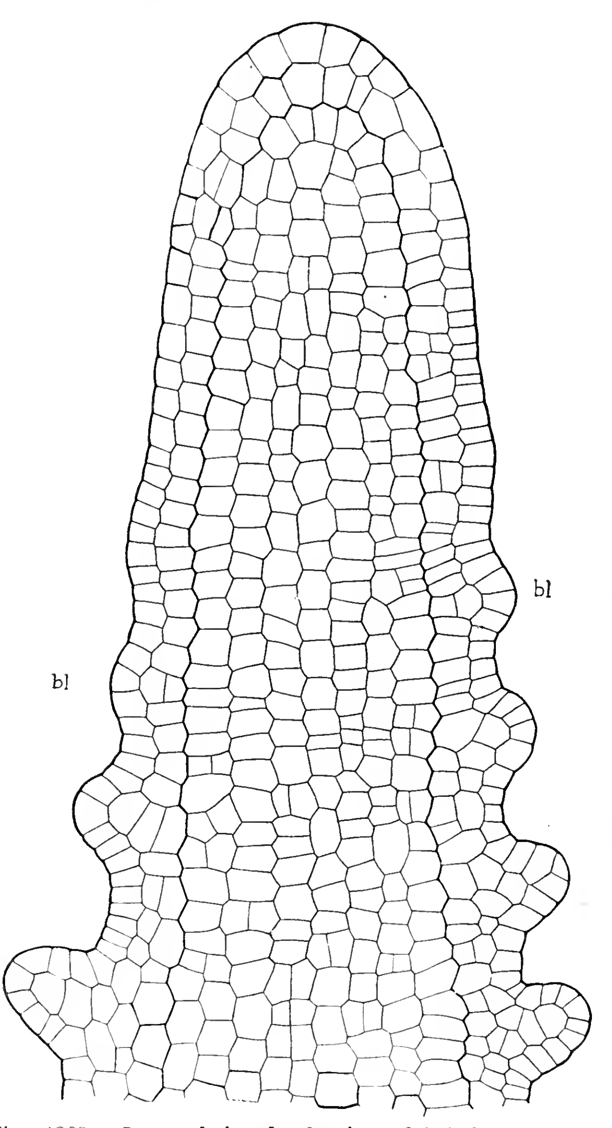


Fig. 1263. Längsschnitt durch einen Scheitel von Elodea densa nach Herrig. Vergr. etwa 260. Die Blattanlagen *bl* sind voneinander durch Stücke der Sproßachse getrennt. Zwar sieht man unter der zweiten Blattanlage von unten links in der äußersten Periblemschicht perikline Teilungen auftreten. Aber es bildet sich keine mit dem oberen Teil der Blattanlage unmittelbar zusammenhängende Hervorwölbung.

Es fragt sich wie beides zustande kommt, in welchen Ausbildungsformen die Erscheinung auftritt und ob man eine der beiden von der andern ableiten kann.

Zunächst sei erwähnt, daß die Entwicklung der Blattanlagen ebenso wie in der Querrichtung auch in der Längsrichtung und zwar von oben nach unten fortschreitet, und daß von der so entstandenen Blattanlage (ebenso wie bei Equisetum, Fig. 1087) häufig nur der obere Teil zur Bildung des Blattes selbst verwendet wird. Wenn der untere, gemeinsam mit

[1]) Vgl. L. Celakovsky, Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora 90 (1902), p. 433 ff. Daselbst weitere Literatur.

der Sproßachse in die Länge wächst, so kann er sich zum ‚Blattpolster“ entwickeln, welches bei vielen Coniferen, aber auch bei manchen Dikotylen wie der in Fig. 1262 abgebildete Euphorbia auffallend entwickelt ist. Der Stamm erscheint dann ganz von diesen ihn berindenden Blattansätzen bedeckt.

Nicht immer aber treten die Blattansätze so gleichmäßig und deutlich gesondert hervor.

Erwähnt seien die Pflanzen mit „geflügelten“ Stengeln z. B. Symphytum officinale, Centaurea nervosa, Genista sagittalis Fig. 453. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Flügel — welche stets von einer Blattbasis ausgehen, demgemäß also in Zweizahl zu jedem Blatte gehören — seitliche Auswüchse von Blattansätzen darstellen, deren mittlerer Teil nicht weiter hervortritt. Es sieht aus, als ob das Blatt mit dem unteren Teil seiner Mittelrippe mit der Sproßachse verwachsen sei.

Solche „Flügel“ können die assimilierende Oberfläche vergrößern ohne daß man darin in den meisten Fällen eine besondere „Anpassung“ erblicken könnte. Da sie bei einer vertikal stehenden Sproßachse vertikal verlaufen, kommen sie in eine andere Lage zum Lichte als die horizontal abstehenden Blätter. Es ist daher verständlich, daß letztere bei „xerophilen“ Pflanzen wie (z. B. Baccharis-Arten und manchen „Strohblumen“ wie Ammobium alatum) sehr verringert werden und nun die „Flügel“ ähnlich wie vertikal gestellte Laubblätter als hauptsächliche Assimilationsorgane in Betracht kommen.

Denken wir uns die Flügel weg, so würde in den genannten Beispielen die Berindung der Sproßachsen durch die Blattansätze zwar bestehen bleiben, aber äußerlich meist so gut wie gar nicht hervortreten. Sie kann also auch in anderen Fällen, in denen sie äußerlich nicht auffällt, doch vorhanden sein. Die Ansicht Hofmeisters[1]), daß diese Berindung bei der unendlichen Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen allgemein stattfinde, dürfte auch jetzt noch zutreffen. Aber wie er selbst betont, kommt auch ein anderes Verhalten vor. Denn bei manchen Pflanzen unterbleibt von vornherein die Ausdehnung der Blattanlagen nach unten oder sie tritt doch nicht so auffallend hervor, daß man sie deutlich erkennen könnte. Die einzelnen Blatthöcker schließen nicht dicht aneinander an, sondern lassen freie Teile der Sproßoberfläche zwischen sich. So z. B. bei Elodea (Fig. 1263). Auch in dieser Beziehung folgt die Pflanze keinem allgemeinen Schema. Man mag die schon bei den Pteridophyten sehr verbreitete Berindung durch die Blattansätze als das ursprünglichere Verhalten betrachten und das andere aus ihm durch eine Minderung in der Ausbildung der Blattanlagen ableiten. Aber das hindert nicht, daß auch das letztere vorkommt. Jedenfalls aber ist die „Berindung“ von Bedeutung auch für das Verständnis mancher Vorgänge in den Blüten, z. B. das des unterständigen Fruchtknotens.

Es ist natürlich auch eine „Berindung nach oben“ möglich. Aber sie tritt entweder nicht oder nur in geringem Maße ein, vielleicht in Verbindung damit, daß die meisten Blätter Achselsprosse bilden.

§ 3. **Blattanatomie und Morphologie.**

Es ist selbstverständlich, daß die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Blätter sich auch in ihrem anatomischen Bau ausspricht.

Auf diesen ist hier nur insofern kurz hinzuweisen, als man das Vor-

[1]) Flora 46 (1863), p. 173.

handensein bzw. Fehlen von Leitbündeln teilweise zur Entscheidung darüber benutzt hat, ob ein Organ als Blatt zu bezeichnen sei oder nicht. Auch hier zeigt sich, daß der anatomische Bau für die Entscheidung morphologischer Fragen nicht maßgebend ist.

Die große Mehrzahl der Blätter ist von einem oder mehreren, oft reich verzweigten Leitbündeln durchzogen, deren Anordnung, wie unten gezeigt werden soll, in bestimmter Beziehung zu dem Wachstum der Blätter steht, deren Funktion aber als bekannt vorausgesetzt werden kann.

Es gibt indes auch Blätter ohne Leitbündel, eine Vereinfachung des Baues, die wir als eine Rückbildung betrachten müssen. Sehen wir ab von den zahlreichen Fällen, in welchen Blattanlagen frühzeitig in der Entwicklung und dementsprechend auch in der Gewebegliederung stehen bleiben (die ersteren also über das „Höckerstadium" nicht hinauskommen), ferner von den eine rudimentäre Leitbündelanlage zeigenden äußeren Knospenschuppen mancher Pflanzen, so finden wir gefäßbündellose Deckblätter der Blüten, z. B. bei Utricularia orbiculata [1]).

Die Schuppenblätter am Rhizom der saprophytischen chlorophyllosen Orchidee Epipogon Gmelini bestehen nach SCHACHT [2]) nur aus 3 Zellschichten und besitzen weder Leitbündel noch Spaltöffnungen. Sie dienen nur als Schutzorgane des Vegetationspunktes und haben offenbar nur eine kurze Lebensdauer.

Auch die schuppenförmigen Blätter der parasitisch lebenden Cuscuta haben keine Spur eines Leitbündels. Ähnliche Fälle würden sich wohl von anderen Parasiten und Saprophyten anführen lassen.

Ebenso sind die Wasserleitungsbahnen bei Ceratophyllum, einer untergetauchten Wasserpflanze, ganz reduziert, und dasselbe gilt für die Blätter der Podostemaceen Terniola ceylanica, Tristicha trifaria und Tr. hypnoides. Weddellina squamulosa hat an den Seitenzweigen Blätter, denen jede Andeutung eines auch noch so rudimentären Leitbündels fehlt.

Daß, wie hier hinzugefügt werden mag, auch in der Blütenregion leitbündellose Blattgebilde vorkommen, ist demgemäß nicht zu verwundern. So fehlen Leitbündel (vgl. die unten angeführte Abhandlung)[3]) bei einigen Loranthaceen, z. B. in den Kelchblättern von Gaiadendron punctatum, den Staubblättern einiger Arceuthobiaceen u. a., den Fruchtblättern der Balanophoreen. In allen diesen Fällen handelt es sich um kleine, zarte Blattgebilde, deren Gewebegliederung entsprechend vereinfacht ist.

Der Besitz von Leitbündeln kann somit nicht als ein für die Blätter allgemeiner betrachtet werden; ebensowenig gilt dies für die Art der Ausbildung des chlorophyllhaltigen Blattgewebes, die, einerseits bei den Blättern selbst eine sehr verschiedene ist, andererseits bei Phyllocladien, also Sproßachsen, in derselben Art wiederkehrt, die man als für die Blätter „typisch" zu betrachten gewöhnt ist.

§ 4. Äufsere Gliederung des Blattes.

Bei kleinen, schuppenförmigen Blättern ist die Gestaltung eine sehr einfache. Das Blatt weist eine Gliederung nicht auf. Auch sonst finden sich Beispiele, wo eigentlich nur eine Blattfläche vorhanden ist. Meist aber läßt sich Blattspreite (Lamina), Blattstiel und Blattgrund unterscheiden.

---

[1]) GOEBEL, Morphologische und biologische Studien, Utricularia. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, T. IX, p. 55.

[2]) SCHACHT, Beitr. z. Anatomie und Physiol. der Gewächse, p. 115 ff.

[3]) VAN TIEGHEM, Sur l'existence des feuilles sans meristèles dans la fleur de certaines phanérogames. Revue de botanique t. 8.

Bei einem Juncusblatte finden wir nur die zylindrische Blattspreite und den kurzen, scheidenförmigen Blattgrund, der als Schutz für die Knospe dient. Er ist bei solchen Monokotylen, die ein lange dauerndes interkalares Wachstum ihrer Internodien aufweisen (wie die Gräser), zu einer langen, die Internodien umhüllenden Scheide entwickelt, aus der sich die Sproßachse herausschiebt und welche dem noch weichen, plastischen Gewebe der unausgewachsenen Internodien den nötigen Halt verleiht. Auch bei Dikotylen tritt der Blattgrund um so mehr als Schutzapparat hervor, je ausgiebiger er entwickelt ist. Es sei nur erinnert an die mächtige Entwicklung der Blattscheiden, welche die dicken Infloreszenzknospen großdoldiger Umbelliferen wie Archangelica-, Heracleum-Arten u. a. umhüllen.

Darauf wird bei Besprechung der Hochblatt- und Nebenblattbildung noch einzugehen sein. Hier sei nur ein Fall erörtert, der eine scheinbare Abweichung darstellt.

Die Blätter von Leucojum, Narcissus u. a. haben eine geschlossene, d. h. rings um die Sproßachse herumgreifende Blattscheide. Nur das Blatt, in dessen Achsel eine Blüte sich entwickelt, besitzt eine offene, während man von vornherein eher etwa das entgegengesetzte Verhalten hätte erwarten können. Indes zeigt der Querschnitt durch eine Zwiebel (Fig. 1264), daß die Ausbildung des Laubblattes, das eine Blüte als Achselknospe hat, durch die Raumverhältnisse bedingt ist. Die Zwiebel besteht aus Blättern, die außerordentlich fest aufeinander gepackt sind. Es wird für die Blütenknospe dadurch Raum geschaffen, daß die Basis ihres Deckblattes nicht ganz herumgreift — kommt keine Blütenknospe zur Entwicklung, so bildet sich eine geschlossene Blattscheide aus. Zwischen der Bildung der Achselknospe und der abweichenden Gestaltung ihres (im übrigen als Laubblatt ausgebildeten) Deckblattes besteht also ein kausaler Zusammenhang. Ob er ein mechanischer, nur durch räumliche Verhältnisse bedingter ist (indem etwa die frühzeitige Entwicklung der Achselknospe die Anlage ihres Deckblattes verhindert, sich rings um die Sproßachse zu entwickeln) oder auf andere Weise vermittelt wird, könnte nur durch das Experiment ermittelt werden, das aber bei Vorgängen, die im Inneren der Zwiebel sich abspielen, schwer ausführbar sein wird.

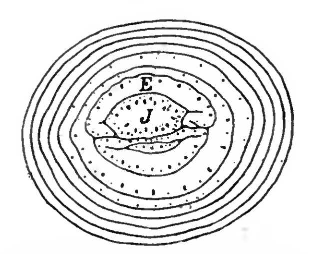


Fig. 1264. Narcissus poeticus. Querschnitt durch die Zwiebel (2 mal vergr.). *J* Infloreszenzschaft, *E* dessen Deckblatt, welches von den Scheidenblättern abweichend ausgebildet ist.

Was den Blattstiel anbelangt, so ist er befähigt, das Blatt in die günstige Lichtlage zu bringen, außerdem ermöglicht er der Blattspreite, dem Anprall von Wind und Regen auszuweichen. An der Einstellung des ganzen Blattes oder seiner Teile zum Lichte sind vielfach besonders ausgebildete Teile der Blattstiele (bzw. Blättchenstiele) beteiligt, die außer den „paratonischen" vielfach auch „autonome" Bewegungen ausführen können und für die Blattentfaltung wichtig sind. Ihre Ausbildung und ihre Bedeutung ist in einem Ergänzungsbande zu diesem Buche [1]) ausführlich erörtert, hier muß sie deshalb übergangen werden.

[1]) Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena 1920.

§ 5. Eigentümlichkeiten im Bau des Blattstiels.

Die Gliederung des Laubblattes in Spreite, Stiel und Blattgrund ist eine sehr verschieden stark ausgeprägte: bei den einfachsten Blattformen gar nicht wahrnehmbar, bei manchen wenig scharf, bei anderen wieder ist z. B. der Blattstiel an der Blattspreite so abweichend gestaltet, daß sein Aufbau mehr dem einer Sproßachse als dem eines dorsiventralen Blattes gleicht. Es ergibt sich also die Aufgabe festzustellen, ob auch in diesen Fällen nur eine in ihrem Zustandekommen verfolgbare abweichende Ausbildung eines Teiles eines ursprünglich mehr flachen, dorsiventralen Organes vorliegt, oder eine von vornherein andere Ausgestaltung.

Sowohl die Vergleichung verschiedener Blattformen als die genauere Untersuchung des Aufbaues anscheinend radiärer Blattstiele zeigt, daß die erstere der beiden erwähnten Möglichkeiten zutrifft.

Bei den Monokotylen z. B. sind flache, ungestielte Blätter z. B. bei Liliaceen weit verbreitet. Bei der zu dieser Familie gehörigen mit stattlichen Blättern ausgerichteten Xerotes longifolia tritt eine Arbeitsteilung im Blatt insofern ein, als der untere Teil der Blattspreite rinnenförmig gebogen (Fig. 1265 *4*, *5*), der obere flach ist. Es kommt so eine Art Stiel (aber noch ohne Formänderung gegenüber der Spreite) zustande. Man kann sich leicht überzeugen, daß er steifer ist als die übrige Blattspreite, als deren Träger er dient.

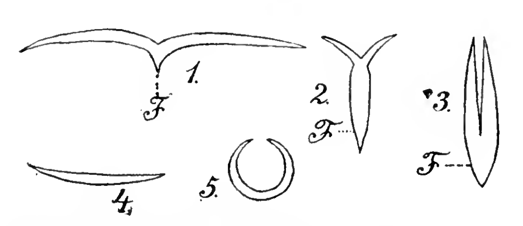


Fig. 1265. Blattquerschnitte (in nat. Gr.). *1*—*3* von Phormium tenax (*F* flügelförmige Wucherung der Blattunterseite), *4* u. *5* von Xerotes longifolia.

Die Blätter von Phormium tenax (Fig. 1265 *1*—*3*) (und anderen Arten der Gattung) haben schon eine größere Annäherung zur Stielbildung. Die Spreite ist im oberen Teile flach ausgebreitet (Fig. 1265 *1*—*3*), nach unten verschmälert sie sich und erhält zur Aussteifung einen im oberen Teile nur angedeuteten kielartigen Vorsprung (*F* Fig. 1265 *2*); im unteren, dem Blattgrunde genäherten Teile des Blattes nimmt der Kiel wieder ab.

Die in Fig. 1265 abgebildete mit *F* bezeichnete, flügelförmige Wucherung der „Blattunterseite" erinnert sofort an das p. 298 ff. besprochene Verhalten unifazialer Blätter. Wir sahen, daß bei diesen „die abaxiale Seite stark entwickelt ist, während die Oberseite ganz und gar zurücktritt." Man kann auch sagen, es liege ein Fall starker „Exotrophie" der Blattspreite vor, wobei die Oberseite der Beobachtung ganz entschwinden kann. Bei Phormium tenax ist das noch nicht der Fall, wohl aber wie a. a. O. betont wurde im Blattstiel anderer Pflanzen [1]).

Da gerade diese Verhältnisse besonders oft irrtümlich und einseitig aufgefaßt worden sind — namentlich auch deshalb, weil man viefach nicht das Blatt als Ganzes betrachtete und die Leitbündelverteilung als das Bestimmende statt als das durch die Gestaltungsverhältnisse Bestimmte ansah —, so wird es nicht überfüssig sein, hier an einem Schema und einem Einzelfall zu zeigen, um was es sich bei den auffallenden Gestalt- und Bauverschiedenheit der verschiedenen Teile der Laubblätter handelt.

[1]) Das wurde in trefflicher Weise näher ausgeführt von R. Schärdinger, Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. der k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, Bd. VIII. Wien 1914.

§ 6. Leitbündelverlauf im Blattstiel.

Zunächst sei ein einfaches Schema, dann ein Einzelbeispiel erörtert.

a) Schema. Fig. 1266 zeigt in *I* den Querschnitt durch eine Blattspreite, die von 5 Leitbündeln durchzogen ist, welche ihren Siebteil (weiß) nach unten, den Gefäßteil (schwarz) nach oben kehren. Die Blattspreite verschmälert sich nach dem Stiele hin. Die Mittelrippe nimmt auf ihrer Außenseite zu (Fig. 1266 *II*). Dementsprechend müssen die Leitbündel, die sich in diese zusammendrängen, teilweise eine Drehung ausführen, wobei die Stellung des Siebteiles nach unten gewahrt bleibt. Das ist noch mehr der Fall in Fig. 1266 *III*, welche einen häufigen Fall der Blattstielausbildung darstellt — die Spreite ist bis auf einen schmalen Saum verschwunden[1]), die Bündel sind in einem nach oben offenen Bogen angeordnet. Schon hier überwiegt die Entwicklung der Blattunterseite des massiger gewordenen Blatteiles die der Oberseite. Noch mehr der Fall ist das bei Fig. 1266 *IV*, die Oberseite ist hier oft noch als eine Abflachung, bzw. Einsenkung zu erkennen. Vielfach verschwindet auch diese — es bleibt fast nur die stark entwickelte Blattunterseite übrig — die Leitbündel sind annähernd in gleichen Abständen angeordnet. In dem Blattgrund findet dann wieder eine Abflachung und dementsprechend eine Ausbreitung der Leitbündel statt (Fig. 1266 *V*). Das ist das ursprüngliche Verhalten, welches der dorsiventralen Ausbildung des Blattes entspricht. Selbstverständlich können dabei mancherlei Verwicklungen, z. B. Verzweigungen, Spaltungen und Wiedervereinigung, eigenartige Drehungen der Leitbündel und Verbindungen (Anastomosen) zwischen diesen auftreten. Indes würde eine nähere Untersuchung dieser Bauverhältnisse uns auf das anatomische Gebiet führen. Hier handelte es sich nur darum, zu zeigen, 1. daß die Gestaltungsverhältnisse der Blätter das Bestimmende und Maßgebende, der Leitbündelverlauf das Abgeleitete ist (nicht wie meist angenommen wird umgekehrt). 2. wie aus einer dorsiventralen Blattanlage ein scheinbar radiär gebauter, in Wirklichkeit unifazial entwickelter Blattstiel hervorgehen kann.

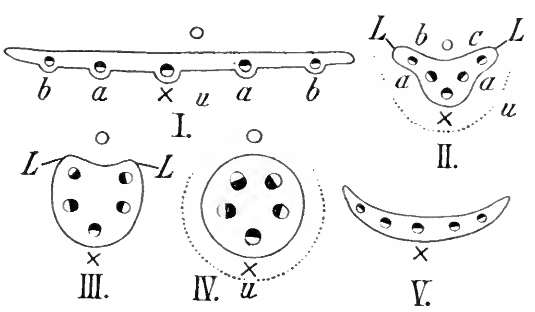


Fig. 1266. Schema der Leitbündelanordnung im Querschnitt durch die verschiedenen Regionen eines einfach gebauten dikotylen Blattes. *I* Lamina, *u* Unterseite, *o* Oberseite. *II* Übergang zum Stiel. *III*, *IV* Stiel. *V* Blattgrund. Die Gefäßteile der Leitbündel sind stets schwarz, die Siebteile hell gehalten.

b) Beispiel. Das Schema wurde absichtlich sehr einfach gewählt. Selbstverständlich kann sich aber die unifaziale Entwicklung bis zum Blattgrund erstrecken — wie sie ja auch die ganze Blattanlage ergreifen kann, wofür früher schon Beispiele angeführt wurden. Namentlich findet eine solche stärkere Entwicklung der Außen(Unter)seite vielfach auch im Mittelnerven (und den stärkeren Seitennerven) statt, wenn dieser besonders kräftig ausgebildet ist. Dann können auch in ihm sich Leitbündel finden, deren Anordnung mit der für den Blattstiel in dem Schema Fig. 1266 *IV* angegebenen übereinstimmt.

[1]) D. h. frühzeitig in ihrer Entwicklung gehemmt.

Der Leitbündelverlauf für einen solchen Fall sei an Acer platanoides näher verfolgt, und zwar von unten nach oben (Fig. 1267—1269).

Es treten drei Leitbündel in das Blatt ein (Fig. 1267 *I*), welche in der Blattscheide die übliche Anordnung (Gefäßteil nach oben, Siebröhrenteil nach unten — also die für das Blatt „normale" Anordnung) zeigen. Bald verzweigen sie sich (Fig. 1267 *II*). In dem Maße, in welchem der Blattgrund bzw. Blattstiel dicker wird, erfahren die Auszweigungen der Leitbündel Drehungen. — Schon bei Fig. 1267 *III* und *IV* sehen wir solche mit „verkehrter" Anordnung, d. h. mit dem Siebteil nach oben gekehrt. In seiner Mitte (Fig. 1268 *VII*) zeigt der Blattstiel eine der einer Sproßachse sich nähernde Anordnung der Leitbündel. Bei dem Übergang in die Blattspreite breiten sich die Bündel wieder aus

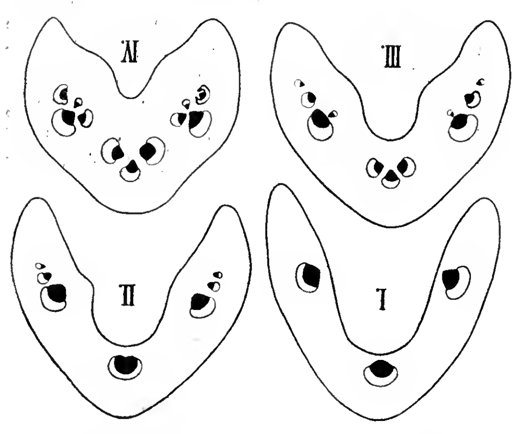


Fig. 1267. Acer platanoïdes. *I* Querschnitt durch den Blattgrund (Gefäßteile schwarz), *II*—*IV* weiter oben. (Die Zahlen *I*—*IV* sind irrtümlicherweise verkehrt angebracht.)

(Fig. 1269). Aber die dickeren Blattnerven erhalten nicht e i n, sondern mehrere Bündel, die sich untereinander in den Raum ziemlich gleichmäßig teilen und teils „normal" teils „verkehrt" angeordnet sind. In den dünnen Blattteilen verlaufen einzelne Bündel mit normaler Lagerung ihrer beiden Teile. Diese sind also den dickeren Rippen nicht gleichwertig. Es ist eine ganz oberflächliche Auffassung, wenn man alle Blattnerven in Einen Topf wirft. Die mit mehreren Leitbündeln ausgerüsteten verhalten sich, wie wir sahen, anders als die mit einem einzigen versehenen. Wir können aus dem Angeführten folgende Schlüsse ziehen:

1. Das Blatt ist, was die Anordnung seiner Leitbündel betrifft, auch bei Acer an seiner Basis ein flaches dorsiventrales Gebilde.

2. Entsprechend der Notwendigkeit, das ziemlich große Blatt mit einer größeren Anzahl von Leitbündeln zu versehen, geht aus den drei ursprünglich in die Blattbasis eintretenden Strängen eine größere Anzahl von Leitbündeln hervor.

3. Je umfangreicher das Gewebe ist, in welchem diese verlaufen, desto mehr tritt ihr „Bestreben", sich nach der Regel der Äquidistanz (p. 197) anzuordnen, hervor, wobei die Gefäßteile einander zugekehrt sind. Demgemäß findet man weithinauf in den Blattnerven auch Bündel mit „v e r k e h r t e r" Anordnung, d. h. mit dem Siebteil nach außen. Dadurch wird aber der Aufbau und die „morphologische Bedeutung" des Blattes durchaus nicht geändert.

4. Man kann also aus dem Vorkommen „verkehrter" Leitbündel keine morphologischen Schlüsse ziehen. Wenn wir uns denken, das Flächenwachstum der Blattfläche bleibe auf dem in Fig. 1289 *B* dargestellten Entwicklungsstadium stehen, sie strecke sich aber noch in die Länge, und die Blattnerven treten äußerlich nicht hervor, so würden wir eine Blatt-

[1]) Vgl. namentlich auch Fig. 1286 B und D.

form erhalten, die nicht nur von normalen, sondern auch von „verkehrten“ Leitbündeln durchzogen ist.

Wir sehen, daß bei Acer der Blattstiel einen fast radiären Bau aufweist. Es fragt sich noch, wie er diesen gewinnt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Herausbildung des fast zylindrischen Blattstiels aus einer abgeflachten embryonalen Blattanlage nachträglich durch die Tätigkeit eines Teilungsgewebes auf der Oberseite erfolgt [1]. In diesem nachträglich entstandenen Grundgewebe treten dann Bündel auf, welche sich an die schon vorhandenen ansetzen und ihren Siebteil nach außen kehren. Wir sehen also deutlich, daß die Bildung dieser Leitbündel eine nachträgliche ist, daß wir also nicht nach den Leitbündeln den Gesamtaufbau beurteilen können, sondern daß die Bündel sich in ihrer Anordnung nach dem Aufbau richten [2].

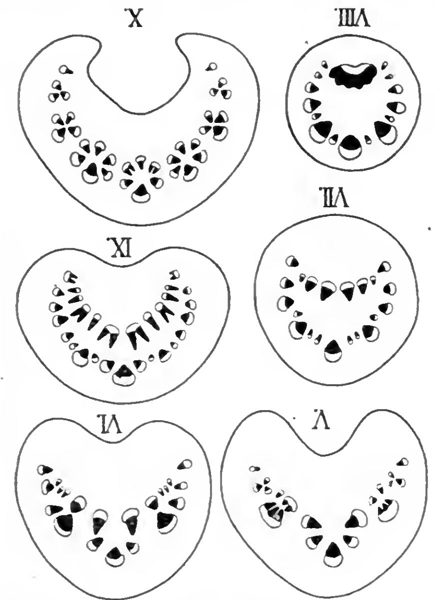


Fig. 1268. Acer platanoides. Querschnitt durch den Blattstiel von unten (*V*) nach oben (*X*). (Zahlen *V*—*X* irrtümlicherweise verkehrt angebracht.)

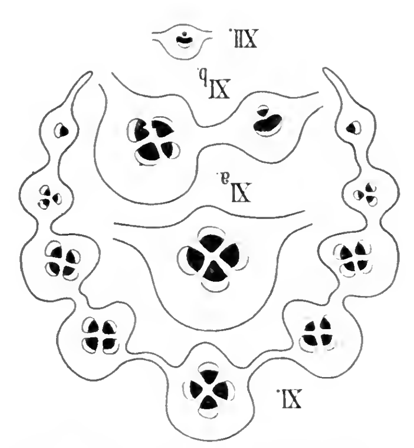


Fig. 1269. Acer platanoïdes. Querschnitt durch die Blattspreite (*XI*) nahe der Basis. XI_a und XI_b Mittelrippe weiter oben. *XII* Mittelrippe nahe der Spitze, infolge der Verkleinerung der ursprünglichen Figur sieht man nicht, daß das dem größeren Bündel gegenüberstehende kleinere invers gelagert ist.

§ 7. Länge des Blattstiels.

Die Ausbildung eines Blattstiels und die Länge, welche er erreicht, steht in Beziehung einmal zu dem Ort, an welchem das Blatt an einer bestimmten Pflanze steht, dann zu dessen Größe und Bau [3], andererseits aber auch zu äußeren Faktoren.

---

[1] Wie es schon Deinega für die Monokotylen nachwies, für Dikotylen vgl. auch H. Bouygues, Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotyledones. (Der Verf. kennt nur die franz. Literatur.)

[2] Selbstverständlich wird das hier bekämpfte Dogma doch nicht verschwinden, schon weil es so bequem ist!

[3] Ein sehr derb gebautes Blatt wird auch bei beträchtlicher Größe eher eines Stieles entraten können als ein zartes, so z. B. hat Coccoloba pubescens große ungestielte aber sehr derb gebaute Blätter.

Es wird bei Besprechung der Hochblätter gezeigt werden, daß bei vielen Pflanzen, deren untere Blätter gestielt sind, die Länge des Blattstieles in der oberen Stengelregion sehr verringert ist. Und wenn wir das Verhalten der Arten innerhalb einer Gattung betrachten, so finden wir nicht selten, daß die an schattigeren Standorten wachsenden, mit Blattstielen ausgerüsteten Blätter besitzen, die an sonnigen vorkommenden nicht. Dabei sind aber stets auch die Größenverhältnisse zu berücksichtigen; ein kleines Blatt wird einen Blattstiel eher entbehren können als ein großes. Man vergleiche z. B. Saxifraga rotundifolia und S. granulata (beide mit gestielten Blättern) mit S. aizoon und S. longifolia (ungestielte Blätter) u. a., die als Felspflanzen wachsenden Edrajanthus-Arten (ungestielt) mit Campanula rotundifolia, latifolia u. a.

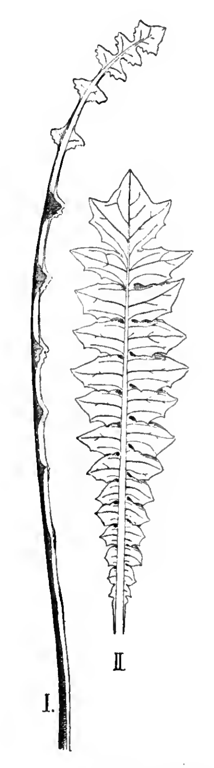


Fig. 1270. Aposeris foetida. *I* ein etioliertes, *II* ein normales Blatt. Im etiolierten Blatte hat sich der basale Teil stark gestreckt, er ist „gestielt" geworden. auch die einzelnen Teilblättchen sind auseinander gerückt (1/2 nat. Gr.).

Streng durchgreifende Beziehungen wird man auch hier freilich nicht erwarten dürfen, weil immer das x der „spezifischen Konstitution" mit in Betracht kommt.

So hat z. B. Aposeris foetida, obwohl eine ausgesprochene Schattenpflanze, ungestielte bzw. kurzgestielte Blätter; die unteren Fiederblätter werden immer kleiner, und man könnte diesen Teil der Blattspreite als eine Art verbreiterten Stiel betrachten. Aber im allgemeinen scheint der Blattstiel doch auf geringere Lichtintensitäten „gestimmt" zu sein als die Blattspreite, wie er denn auch bei etiolierten Pflanzen sich bedeutend zu strecken pflegt. Auch bei Aposeris tritt bei etiolierten Blättern Stielbildung ein, und die einzelnen Teilblättchen rücken durch Streckung der zwischen ihnen befindlichen Teile der Blattspreite auseinander. Das Blatt erhält einen ganz anderen Habitus (Fig. 1270).

Wenn wir ferner bei den auf dem Wasser schwimmenden Blattrosetten von Trapa u. a. sehen, daß die Blattstielbildung an den inneren, stark beleuchteten Blättern gehemmt, bei den älteren, von den anderen beschatteten aber gefördert ist, so tritt die Beziehung der Blattstielbildung zum Lichte deutlich hervor.

Bei größeren Blattflächen von Landpflanzen erfordert schon die stärkere mechanische Inanspruchnahme des Blattstieles dessen stärkere Ausbildung und damit zugleich eine größere Abweichung von der Gestaltung der Blattspreite.

Für die Auffassung, daß der Blattstiel der Blätter der Samenpflanzen meist nichts anderes ist als ein verschmälerter und außerdem verlängerter Teil der Blattspreite, sprechen außer den oben für einige Monokotylen erwähnten Tatsachen die, daß sich die Bildung von Blattstielen vielfach auch an den Teilblättchen — die als seitliche Auswüchse der Blattspreite entstehen — wiederholt, ferner die, daß der Blattstiel seine bedeutendere Dicke und damit die von der Spreite abweichende Gestalt vielfach erst durch länger andauernde sekundäre Zellteilungen in seinem Grundgewebe erhält [1]).

[1]) Vgl. Deinega, Beitr. zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora, Bd. 85, 1898, p. 439 ff.

§ 8. Geschichtliches über Blattentwicklung.

Zur Geschichte. Schon bei MALPIGHI[1]) finden sich Angaben über die Entwicklungsgeschichte des Blattes. Nachdem er in ausgezeichneter Weise die Formveränderungen geschildert hat, welche die aufeinanderfolgenden Knospenschuppen der austreibenden Knospen, die „folia caduca“ darbieten, untersucht er auch die Entwicklung der „folia stabilia“, der Laubblätter. Den Vegetationspunkt unterscheidet er noch nicht von den jüngsten Blattanlagen. Er faßt seine Untersuchungen dahin zusammen (a. a O., p. 30): „Naturae pariter methodus in producendis stabilibus foliis mirabilis est. Primo enim costula seu petiolus, carinae instar humore turgidus cum appensis fibrulis manifestatur e quibus probabiliter sacculorum seu utriculorum transversalium membranulae pendent (d. h. die Nebenrippen mit der Blattlamina) ut in animalium primaeva delineatione observatur. Patent autem deducto novo alimento, quia complicata sacculorum moles, subintrante succo, turget et ita folii latitudinem et laxitatem conciliat.“

Tiefer eindringend waren die Untersuchungen von C. F. WOLFF[2]). Er erkannte, daß die Blätter entspringen an der über die jüngsten Blattanlagen hervorragenden Spitze des Stengels, in welcher noch keine Gewebegliederung wahrnehmbar ist. Hier, am Vegetationspunkt („ne omni momento opus sit, largam descriptionem institutere, liceat vocare haec loca generatim puncta vegetationis vel superficies vegetationis“) entstehen die Blätter durch Ausscheidung des „succus nutritivus“, dessen Austreten hier nicht durch Epidermis oder Rinde gehemmt wird. Er erkennt die „akropetale“ Anordnung der Blätter, unterscheidet zwischen Anlegungs- und Ausbildungsstadium und weist nach, daß geteilte Blätter durch Verzweigung ursprünglich einfacher Anlagen entstehen. Die Mittelrippe läßt er zuerst (ähnlich wie MALPIGHI), entstehen, an ihr entsteht durch Ausscheidung ein heller Rand, die Blattlamina, an welcher nun durch neue Ausscheidung die foliola entspringen.

Die folgenden, einem viel späteren Zeitraum angehörigen Untersuchungen beschäftigen sich vor allem mit der Frage, ob das Wachstum des Blattes von oben nach unten (basipetal) oder von unten nach oben (akropetal) erfolge. Dabei wurde aber zunächst nicht unterschieden zwischen den verschiedenen Wachstumsphasen, wie sie später SACHS scharf hervorgehoben hat. Namentlich die Differenz zwischen der embryonalen Phase (wo das Gewebe „meristisch“ ist, an Volumen aber wenig zunimmt) und der Streckungsphase ist in den älteren Arbeiten nicht berücksichtigt. Hierher gehören, abgesehen von Spekulationen ohne eigene Untersuchungen, wie sie bei DE CANDOLLE (Organographie I, p. 354) u. a. sich finden, die Arbeiten von STEINHEIL, MERCKLIN, SCHLEIDEN, TRÉCUL u. a. STEINHEIL[3]) findet, das Blatt wachse von oben nach unten, die Spitze sei also der älteste Teil, bei den zusammengesetzten Blättern aber (a. a. O., p. 288) seien die obersten Blättchen die jüngsten. SCHLEIDEN's Behauptung[2]), daß sich das Blatt gleichsam aus der Achse hervorschiebe, die Spitze sein ältester, die Basis sein jüngster Teil sei, regte zu lebhafter Diskussion an. Während MERCKLIN[4]) SCHLEIDEN's Be-

[1]) Marcelli Malpighii opera omnia. Londini 1686.

[2]) Theoria generationis auctore D. CASPARO FRIDERICO WOLFF. Halae 1759, ed. nova 1774.

[3]) Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. Ann. des scienc. nat., Sér. 2, T. VIII. 1837.

[4]) Grundzüge der wiss. Bot, II, p. 167. In sonderbarer Form findet derselbe Gedanke auch bei NAUDIN, Ann. des scienc. nat., Sér. 2, 1842, T. XVIII. (Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires.)

[5]) C. E. v. MERCKLIN, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846.

hauptung durch eine Reihe von Untersuchungen zu stützen suchte, trat NÄGELI[1]) ihr entgegen.

SCHLEIDEN's Forderung (a. a. O., p. 167), den Bildungsprozeß des Blattes in die Bildungsgeschichte seiner einzelnen Zellen aufzulösen, verwirklichend, wendete er sich an die niederen Gewächse, Algen und Moose, deren einfachere Organisation eine Untersuchung der Zellfolge gestattete. Daß das Blatt hier nicht aus der Achse hervorgeschoben wird, sondern aus einer einzigen Oberflächenzelle entsteht, läßt SCHLEIDEN's Theorie, wenigstens für die untersuchten Fälle, als unhaltbar erscheinen. NÄGELI zeigte, daß, „1. die „peripherische Zellenbildung" (d. h. die an der Spitze und am Rande) von oben nach unten fortschreite, daß also die Basis des Blattes zuerst, die Spitze desselben zuletzt angelegt werde; 2. daß die auf die peripherische Zellbildung folgende allseitige (interkalare) Zellenbildung bald zuerst am Grunde, bald zuerst am Scheitel, bald gleichzeitig am ganzen Blatte aufhöre; 3. daß die Zellenausdehnung ebenfalls entweder von oben nach unten oder von unten nach oben fortschreite, oder überall gleichzeitig eintrete". Von Samenpflanzenblättern wurden Utricularia, Astragalus, Myriophyllum untersucht und gezeigt, daß bei letzterer Pflanze die Seitenblättchen in basipetaler Reihenfolge angelegt werden. Es besitzt das Blatt hiernach also ursprünglich einen apikalen Vegetationspunkt, er kann aber längst in Dauergewebe übergegangen sein, während am basalen Teil noch Zellbildung reichlich stattfindet, indem das Gewebe hier embryonalen (Vegetationspunkt-)Charakter behält. Eingehend wird das Blattwachstum in einer späteren Arbeit an Aralia spinosa erörtert[2]).

TRÉCUL's[3]) ausgedehnte Untersuchungen (die sich aber nicht mit der Zellbildung befassen) brachten eine reiche Menge wertvoller Tatsachen, aus denen zunächst hervorgeht, daß der Vorgang der Blattgestaltung bei verschiedenen Pflanzen, sogar nahe verwandten, ein verschiedener sein kann, die Entwicklung der Seitenglieder z. B. bald in akro- bald in basipetaler Reihenfolge stattfindet, oder sogar von einem Punkte aus nach beiden Seiten hin fortschreitet. Sein Irrtum, daß die Blattscheide zuerst entstehe, ist später durch EICHLER berichtigt worden; aus der Blattanlage gestaltet sich die Blattscheide erst verhältnismäßig spät hervor, wie man z. B. an jedem Grasblatt sehen kann. Die Basis des Blattes gewinnt nämlich nicht sofort den Charakter der Blattscheide, sondern erst durch interkalares Wachstum wird die letztere aus dem Basalteil des Blattes aufgebaut. — Eine Klarlegung dieser Verhältnisse und Berichtigungen und Erweiterung der Angaben TRÉCUL's findet sich in EICHLER's wertvoller Dissertation „Zur Entwicklung des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen", Marburg 1861. — In HOFMEISTER's „Allg. Morphologie" (1868) wird namentlich die Verteilung des Wachstums im Blatte ausführlich erörtert, auch über die Entwicklung ein (freilich nicht gerade sehr eingehender) Überblick gegeben. — Eine Verwendung der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen zur allgemeinen Morphologie des Blattes und speziell zu einer Klarlegung der Metamorphosenlehre habe ich in der Abhandlung „Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes"[4]) zu geben versucht, in zusammenhängender Darstellung später in „Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane" (SCHENK, Handbuch der Botanik III, 1, 1883). Es konnte gezeigt werden, daß sich auf Grund der Ent-

[1]) NÄGELI, Über Wachstum und Begriff des Blattes. Zeitschr. für wissensch. Botan., 1846, Heft 3 u. 4, p. 153.

[2]) Wachstumsgeschichte des Blattes von Aralia spinosa. Pflanzenphysiologische Untersuchungen, p. 88.

[3]) TRÉCUL, Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. des sc. nat., Sér. 3, T. XX, p. 235 ff.

[4]) Botan. Zeitung 1880.

wicklungsgeschichte zwischen den verschiedenen, oft im fertigen Zustand weit voneinander abweichenden Blättern einer Pflanze (Laubblätter in verschiedener Ausbildung, Hochblätter, Niederblätter usw.) ein genetischer Zusammenhang erkennen läßt, d. h. daß der Entwicklungsgang ursprünglich für alle Blätter einer Pflanze derselbe ist, aber früher oder später bei einzelnen Blattformen in andere Bahnen gelenkt werden kann. Gehen wir aus von den höchstdifferenzierten Blattformen, so erscheinen die weniger differenzierten als Hemmungsbildungen. Zur Hemmung kann sich aber auch eine Umbildung gesellen, die um so eingreifender erscheint, auf je früherem Entwicklungsstadium sie erfolgt.

In den angeführten Arbeiten dürfte die Entwicklung der Blätter in ihren Grundzügen festgestellt sein, auf spätere Einzeluntersuchungen wird noch hinzuweisen sein. Zur Terminologie sei hier noch bemerkt, daß BOWER [1]) eine von den unten angewandten EICHLER'schen verschiedene Terminologie vorgeschlagen hat. Er nennt Phyllopodium die ganze Hauptachse des Blattes mit Ausschluß von deren Verzweigungen. Dieses Phyllopodium kann sich differenzieren (durch die verschiedene Verteilung des Wachstums in der Quer- und Längsrichtung) in verschieden sich verhaltende Teile, in ein Hypopodium (EICHLER's Blattgrund), einen mittleren verlängerten Teil, das Mesopodium (= Blattstiel) und einen oberen Teil, das „Epipodium".

MASSART [2]) hat hervorgehoben, daß diejenigen Teile eines zusammengesetzten Blattes, welche am entfalteten Blatte die kleinsten sind, auch zuletzt entstehen. Dies trifft gewiß vielfach, aber nicht allgemein zu. Z. B. bei den mit 5 Hauptlappen versehenen Blättern von Acer platanoides (Fig. 1, p. 4) ist allerdings der unterste der kleinste und er ist, da die Blattentwicklung in basipetaler Richtung vor sich geht, zugleich der zuletzt entstehende, aber bei Fraxinus excelsior pflegt das unterste Fiederpaar kleiner zu sein als die übrigen, es entsteht aber zuerst; es kann eine (verhältnismäßige) Hemmung (gegenüber dem Wachstum der anderen Blattstiele) offenbar auf allen Entwicklungsstadien eintreten.

§ 9. Anlegung und Ausbildung der Blätter.

Die Regel ist, daß die Blattanlagen als seitliche Auswüchse an dem Vegetationspunkt einer Sproßachse entstehen. Wir haben (p. 124) schon Ausnahmen kennen gelernt: das Verhalten einiger monokotyler Embryonen (wo die Blattentwicklung verhältnismäßig langsam vor sich geht), das der Lemnaceen, Podostemaceen u. a., ebenso könnte die Entstehung [3]) der Kotyledonen hier angeführt werden, die unabhängig vom Stammvegetationspunkt entstehen.

Ferner werden wir bei der Besprechung der Blütenentwicklung sehen, daß vielfach der Blütenvegetationspunkt für die Blattorgane der Blüte ganz aufgebracht wird. Wenn es sich um ein einzelnes handelt, gelangen wir damit zu terminalen Blättern (vgl. p. 35).

Ist somit der Satz: „daß die Blätter stets seitlich an einem Vegetationspunkt entstehen", kein allgemein gültiger, so ist es doch der, daß

[1]) On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and Gymnosperms. Philos. Transactions of the Royal Society, Part II, 1884. Ferner: On leaf-architecture as illustrated by a study of Pteridophyta. Trans. of the royal society of Edinburgh, Vol. II (1916).

[2]) J. MASSART, La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Bulletin de la Société Royale de botanique de Belgique, T. XXXIII (1894).

[3]) Dies trifft auch für die Bildung der Rankenarme einiger Cucurbitaceen zu (vgl. 1276, III).

Blattanlagen stets nur aus embryonalem Gewebe hervorgehen. Wenn wir das Hypokotyl[1]) von Cyclamen dazu rechnen, so ist kein Fall beobachtet, in welchem eine Blattanlage aus Dauergewebe hervorgegangen wäre, während Sproßvegetationspunkte bei der Regeneration aus diesem entstehen können. Adventive Blätter oder Blatteile gibt es also, soweit wir jetzt wissen, nicht.

An der Entstehung der Blattanlagen der Samenpflanzen ist außer der äußersten Zellschicht, dem „Dermatogen" stets auch das „Periblem" beteiligt, während bei den von HERRIG[2]) untersuchten Pflanzen bei der Entstehung der Seitensprosse auch tiefer liegende Zellen (das Plerom) mitwirken — ein Unterschied, dem keine allgemeine Gültigkeit zukommen dürfte. Sehen wir doch z. B. bei den „Adventivsprossen" auf den Begoniablättern, daß sie nur aus der Epidermis hervorgehen, es ist nicht abzusehen, weshalb nicht auch an Vegetationspunkten schmächtige Seitensprosse nur aus den äußeren Zellschichten (Dermatogen und Periblem) entstehen sollten. Sehen wir doch auch, daß bei den dünnen Blättern von Elodea canadensis nur in der Mediane die äußerste Periblemschicht beteiligt ist (Fig. 1271) — bei noch weiterer Reduktion würde das Blatt nur aus dem Dermatogen hervorgehen.

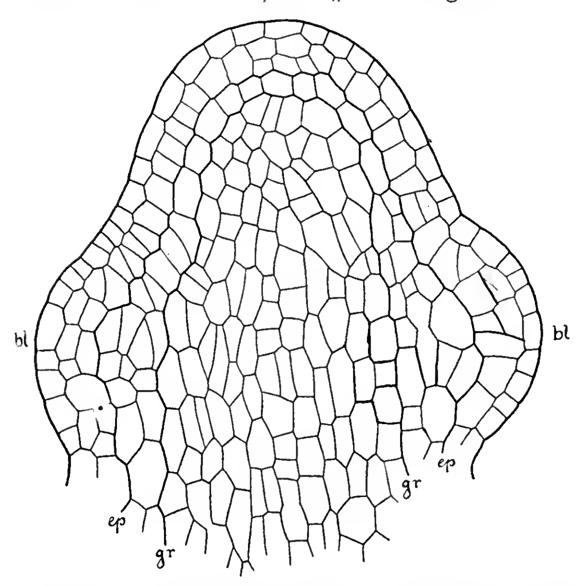


Fig. 1272. Honckenya peploïdes. Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt nach HERRIG. An der Bildung der beiden Blattanlagen *bl* beteiligen sich die beiden Periblemschichten.

Meiner Ansicht nach kommt es auf die Menge „embryonalen" Protoplasmas an, das sich an einer bestimmten Stelle anhäuft: ist es wenig, tritt nur ein wenig tief liegender Zellkomplex in Tätigkeit, ist es mehr, so werden auch tiefere Schichten herangezogen.

Die Blattanlage erreicht ihre volle Größe erst allmählich. Es entsteht häufig zunächst nur der später zur Spitze des Blattes werdende Teil der Anlage. Dann erst breitet sich die Blattanlage seitlich aus, indem weitere Teile des Vegetationspunktes in ihre Bildung einbezogen werden. Das kann soweit gehen, daß die Blattanlage schließlich rings um den Vegetationspunkt herumgreift, wie dies z. B. bei den Gräsern mit geschlossener Blattscheide und in anderen Fällen geschieht (Fig. 1273).

Was die longitudinale Ausdehnung der Blattanlage betrifft, so finden wir bei Vegetationspunkten mit dicht gedrängten Blattanlagen nicht selten, daß zwischen ihnen keine freie Oberfläche des Vegetationspunktes mehr

[1]) Vgl. GOEBEL, Einleitung in die experim. Morphologie (1908), p. 205.
[2]) HERRIG, Beitr. zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen. Flora 107 (1915), p. 327 ff.

übrig bleibt, in solchen Fällen bleibt der untere Teil der Blattanlage häufig mit der Sproßoberfläche vereinigt, und tritt am fertigen Sproß nicht selten als Blattpolster hervor, ein Vorgang, welcher in § 2 erörtert worden ist. Er findet sich auch schon bei niederen Pflanzen, z. B. den Charen.

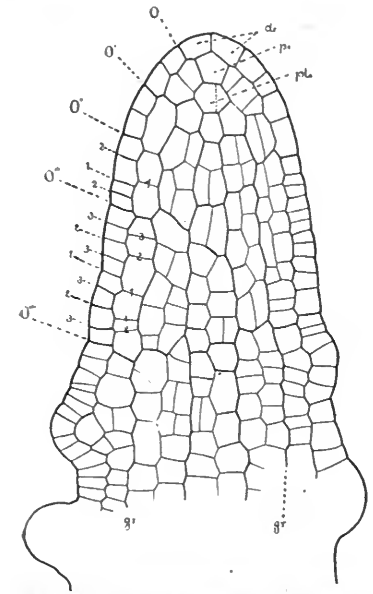


Fig. 1271. Elodea canadensis. Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt nach HERRIG. An der Blattbildung beteiligt sich das Dermatogen und (in der Mitte der Blattanlage) die erste Periblemschicht.

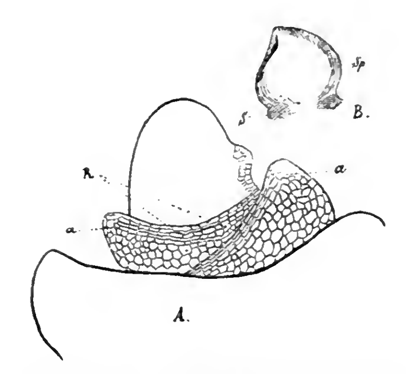


Fig. 1273. Dactylis glomerata (nach DEINEGA). *A* Vegetationspunkt mit Blattanlagen, *a* Spitze derselben, die älteren Blattanlagen greifen ganz um den Vegetationspunkt herum.

§ 10. Wachstumsverteilung im Blatte. Vorläuferspitze.

a) Spitzenwachstum und Interkalarwachstum. Die Blattanlagen, mögen sie aus einer Zelle oder einer Zellgruppe hervorgegangen sein, bestehen ursprünglich ganz aus embryonalem Gewebe. Bald aber tritt eine Differenzierung ein, die bei verschiedenen Pflanzen in verschiedener Weise verläuft.

Knüpfen wir zunächst an das Verhalten der Moose an. Wie früher erwähnt (p. 174), besitzt das Moosblatt (abgesehen von den a. a. O. angeführten Ausnahmsfällen) an seiner Spitze zunächst eine „zweischneidige" Scheitelzelle, die rechts und links zwei Reihen von Segmenten abgliedert [1]) und so zunächst die Bausteine zum Aufbau der Blattanlage liefert. Die Tätigkeit dieser Scheitelzelle ist aber eine begrenzte. Bei Schistostega (Fig. 174) erlischt sie früh, die Scheitelzelle bleibt ihrer Gestalt nach aber noch kenntlich. Wir sehen schon in dem in der Fig. 174 (rechts), in der aus 13 Zellen bestehenden Blattanlage die Scheitelzelle lang ausgewachsen, ein Zeichen, daß sie ihre Tätigkeit eingestellt hat und schon die Phase der Streckung eingetreten ist, während im basalen Teile der noch sehr kleinen Blattanlage, wie der Vergleich mit der links stehenden Figur zeigt, Wachstum und Zellteilungen weitergehen. Das Wachstum

[1]) Es sei daran erinnert, daß alle Moosblätter ursprünglich aus einer Zellschicht bestehen, wo Mehrschichtigkeit (wie bei Anlegung von Nerven usw.) erforderlich ist, diese erst nachträglich eintritt.

und die Gewebedifferenzierung (welche bei Schistostega eine sehr einfache ist) ist also an der Spitze früher beendigt als an der Basis. Das ermöglicht, daß die Blattspitzen zunächst als Knospenschutz dienen können, weil sie am weitesten nach außen ragen. Wir haben bei den Moosen gesehen, daß die Blattspitzen bei den Bewohnern trockener Standorte in „Glashaare" auslaufen, die einen Schopf über der Stammknospe bilden. Die wachsenden Teile sind im Innern der Knospe verdeckt und geschützt.

Dieses Vorauseilen der Blattspitze tritt auch bei den Samenpflanzen, besonders deutlich bei einer Anzahl von

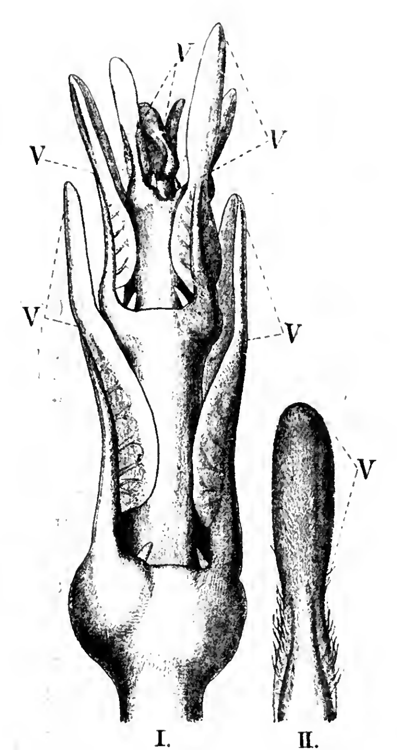


Fig. 1274. Gonolobus sp. *I* Sproßende, *II* junges Blatt (*I* 5mal, *II* 10mal vergr.), *V* „Vorläuferspitze".

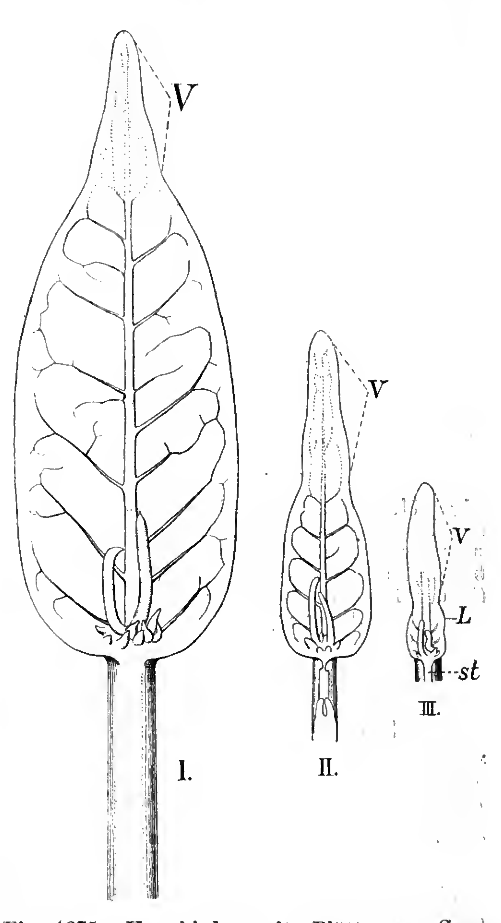


Fig. 1275. Verschiedene alte Blätter von Gonolobus sp. $2^1/_2$ mal vergr. *V* Vorläuferspitze, *L* Lamina (auf der Basis schleimabsondernde Drüsen), *st* Blattstiel. Die in *I* und *II* punktiert eingezeichnete Nervation der Vorläuferspitze ist im frischen Zustand nicht zu sehen.

Kletterpflanzen [1]) hervor. Es wird dadurch zunächst das Gewicht der Sprosse, welche in rotierender Nutation eine Stütze aufsuchen, leichter als wenn die ganzen jungen Blätter entwickelt wären und infolgedessen eine stärkere Längenentwicklung dieser Sprosse bei sonst gleichem Materialaufwand ermöglicht.

Den zunächst entwickelten Spitzenteil des Blattes bezeichnete RACIBORSKI [1])

[1]) RACIBORSKI, Über die Vorläuferspitze. Flora, Bd. 87 (1900), p. 1 ff. Daselbst ist auch auf die Angaben von CRÜGER u. a. hingewiesen.

als die Vorläuferspitze. In den Figg. 1274 und 1275 ist dieser Blattteil mit *V* bezeichnet. In Fig. 1275 *III* ist an dem jungen Blatte die in ihrer Entwicklung im wesentlichen fertige Vorläuferspitze fast doppelt so lang als die noch sehr kleine Anlage der Blattspreite *L*, die nun, wie die Vergleichung der älteren Blätter zeigt, heranwächst, während die Vorläuferspitze nur noch eine unbedeutende Streckung an ihrer Basis erfährt. Ebenso können sich die Blattzipfel an einem gegliederten Blatte verhalten.

Fig. 1276 *I* zeigt bei Benincasa cerifera, wie auffallend die oberen Blattzipfel der Entwicklung der Blattfläche vorauseilen, dadurch gewinnt das Blatt im Jugendzustand ein ganz anderes Aussehen als im fertigen. Ähnlich verhält sich z. B. Rhodochiton volubile.

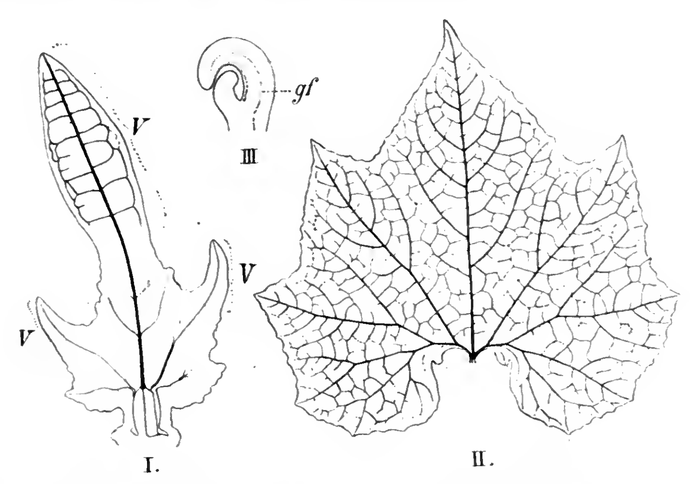


Fig. 1276. Benincasa cerifera. *I* Junges Blatt: die Vorläuferspitzen *V* eilen der Entwicklung der Lamina mächtig voraus, während sie am fertigen Blatte (*II*) kaum hervortreten (*I* 9mal vergr., *II* nat. Gr.), *III* eine verzweigte Ranke im Jugendstadium. Zwischen beiden Ranken ist kein Sproßvegetationspunkt sichtbar. Selbst am Scheitel der größeren Ranke hat das Gewebe noch embryonale Beschaffenheit. *gf* Gefäßbündel.

Wodurch die Bildung einer Vorläuferspitze bedingt wird, ist nicht bekannt. Man könnte sie zum Teil auf eine zeitweilige Hemmung der Blattentwicklung zurückführen (deren Veranlassung durch „innere" Gründe gegeben war), derart, daß ein Stück Blattanlage von der Weiterentwicklung ausgeschaltet wird und sich deshalb mehr oder minder scharf von dem darunter liegenden, sich weiter entwickelnden Teil der Blattanlage abhebt. Im übrigen liegen die Verhältnisse bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Es ist klar, daß man z. B. Vorläuferspitzen, die so stark von dem übrigen Blatte verschieden sind wie die in Fig. 240 abgebildeten von Doryanthes Palmeri nicht einfach als gehemmte Teile der Blattanlage bezeichnen kann. Ebenso verschieden ist auch das Größenverhältnis der Vorläuferspitze zum übrigen Blatte: bald erscheint sie nur als ein unbeträchtliches früh vertrocknendes Anhängsel, bald ist sie mächtig entwickelt und tritt auffallend hervor. So ist es, wie p. 282 erwähnt wurde, bei den Blättern junger Pflanzen von Ornithogalum caudatum, bei denen zunächst nur die annähernd zylindrische, mit Assimilationsgewebe versehene Vorläuferspitze vorhanden ist. Noch bei einer Pflanze mit etwa kastaniengroßer Zwiebel betrug die Länge der Vorläuferspitze (etwa 14 cm) eben-

soviel wie die des flachen Blatteiles. Das jüngste Blatt zeigte nur die lange Vorläuferspitze, die flache Seite wird erst interkalar nachgeschoben.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Vorläuferspitze assimiliert, atmet, verdunstet, ehe das übrige Blatt dazu imstande ist. Aber zweifelsohne kann die Vorläuferspitze bei verschiedenen Pflanzen recht verschiedene Bedeutung haben [1]) — was experimentell näher zu untersuchen ist.

Doch läßt sich derzeit folgendes wohl als Funktion der Vorläuferspitzen annehmen:

Vor allem ist zu unterscheiden zwischen denen, welche nach der Blattentfaltung absterben und solchen, die so lange leben wie das übrige Blatt — wobei es natürlich auch Übergangsformen gibt. Nach der Lebensdauer ist auch die Funktion verschieden. In Betracht kommt:

1. Mechanische Funktion:

Bei manchen Monokotylen, deren Blätter in der Knospenlage umgerollt sind wie der in Fig. 292 abgebildeten Doryanthes wirken die Vorläuferspitzen als Abschlußkörper für die inneren Knospenteile. Sie nehmen bei Musaceen (bei welchen sie sehr lang werden) eine Gestalt an, die an die einer Ranke erinnert.

2. Bei Gloriosa, Littonia und Flagellaria ist die Vorläuferspitze wirklich als Ranke (also als Kletterorgan) tätig.

3. Bei Dioscorea-Arten, Ficus religiosa u. a. stellt sie eine „Träufelspitze“ dar, an welcher das Wasser abtropft.

4. Bei einer Anzahl von Blättern, welche unter dem Boden angelegt werden und die Erde ohne Krümmung durchbrechen, ist die (der Vorläuferspitze entsprechende) Spitze als „Bohrspitze“ durch derbes Gewebe (vielfach auch durch ihre Zuspitzung) tätig.

5. In chemisch-physiologischer Beziehung ist zu bemerken, daß viele Vorläuferspitzen teils dadurch, daß an ihnen Guttation stattfindet, teils durch Ablagerung von Exkreten (einzelne wohl auch als Wasserspeicher [2]) vgl. Gentner a. a. O.) in Betracht kommen.

Welche Bedeutung ihre Stoffwechseltätigkeit für die der übrigen Blätter hat bedarf, wie schon betont, der Prüfung. Diese wird dadurch erschwert, daß die Bedeutung der Abfallstoffe im Gesamtstoffwechsel meistens noch ganz unklar ist.

Hierher gehören meiner Ansicht nach auch die merkwürdigen „Futterkörper“, welche sich an den Spitzen der Blattfiedern einiger Acacia-Arten mit hohlen, von Ameisen bewohnten Dornen entwickeln (Fig. 1277). Ich kann die Ansicht von F. Darwin [3]) wonach diese Futterkörper aus „embryonal glands“ an den Spitzen der Fiederblätter entstanden und mit den „Futterkörpern“ an Cecropia peltata homolog sein sollen, nicht teilen. Letztere sind nur Auswüchse („Emergenzen“) der Blattunterseite, sie stehen an der Basis des Blattstiels in Vielzahl auf einem Polster. Die „Futterkörper“ der Acacia treten dagegen, wie Fig. 1277 *II* zeigt, wie die Vorläuferspitzen schon sehr frühzeitig an den Blatt- bzw. Blättchenenden auf — sie sind schon vor der Blattentfaltung auffallend stark entwickelt. Sie unterscheiden sich von andern Vorläuferspitzen nur durch ihren reichlichen Gehalt an Fett, Eiweiß u. a. Dieser aber ist meiner Ansicht nach nicht aufgetreten, „um die Ameisen anzulocken“, sondern steht in einer (derzeit freilich näher nicht nachweisbaren) Beziehung zu den Stoffwechselvorgängen bei der Blattentwicklung. Daß auch sonst

[1]) J. Gentner, Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. Flora 95. Bd. 1905, Erg.-Bd.

[2]) Vgl. Gentner a. a. O.

[3]) F. Darwin, On the glandular bodies on Acacia sphaerocephala and Cecropia peltata serving as food for ants. Linnean Soc. Journal Botany, Vol. VI.

als Baustoffe verwertbare Materialien wie z. B. Zucker auch als Exkrete auftreten können, ist mir unzweifelhaft. Die Ausnützung dieser Futterkörper durch die Ameisen ist nur eine nachträgliche, nicht eine sozusagen beabsichtigte.

Die „Futterkörper“ finden sich nicht nur an der Spitze von Fiederblättchen, sondern auch an der der Fiedern und des ganzen Blattes. Die oberen Fiederblättchen eines Blattes bleiben meist ohne „Futterkörper“ und endigen in eine kleine, unscheinbare Spitze (Fig. 1277 *I*). Durch deren Hypertrophie (nicht aber durch die Weiterentwicklung einer „Drüse“, die an den Blattenden dieser Acacia-Arten gar nicht vorhanden ist!) entstanden nach meiner Ansicht die Futterkörper. Ob die Ameisenschutztheorie für diese Acacien zutrifft oder nicht, ist hier nicht zu erörtern. Daß die hypertrophierten Vorläuferspitzen als Futterkörper dienen können ist, wie erwähnt, bedingt durch ihren Gehalt an Fett, Eiweiß u. dgl. und erleichtert durch ihre leichte Ablösbarkeit.

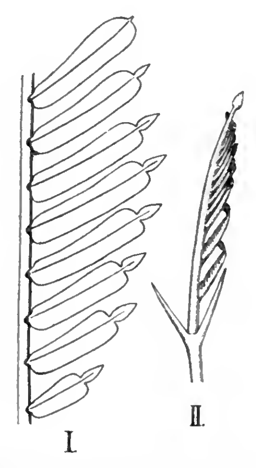


Fig. 1277. Acacia spadicigera. *I* Stück einer Blattfieder (etwa 3 ×). *II* Unentfaltetes Blatt.

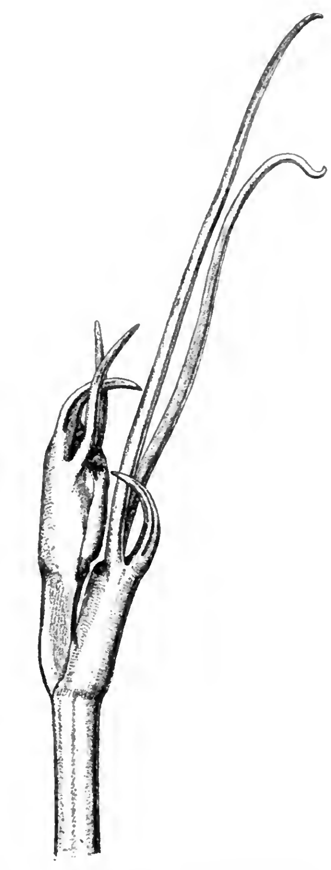


Fig. 1278. Smilax sp. („Sarsaparilla“). Sproßende. Die Lamina der Blätter ist hier verkümmert (bei späteren Blättern ist sie entwickelt). Die Blattranken sind wohl entwickelt, nat. Gr.

Bei manchen Rankenpflanzen können die Ranken insofern an Stelle der Vorläuferspitzen treten, als sie der Blattentwicklung stark vorauseilen. In dem in Fig. 1278 abgebildeten Falle war diese Hemmung sogar nicht eine nur vorübergehende, sondern eine dauernde, weil es sich um die erstgebildeten Blätter eines Triebes handelt, bei denen die Blattspreite verkümmert ist.

§ 11. Frühes und spätes Erlöschen des Spitzenwachstums.

Das Vorauseilen der Blattspitze macht sich vielfach auch dadurch sichtbar, daß an ihr zuerst Haare auftreten, was mit der oben erwähnten schützen-

den Funktion der Blattspitzen im Zusammenhang steht. Einige Messungen hat SONNTAG ausgeführt, dessen Abhandlung[1]) ich folgende Zahlen entnehme. Sie geben die Länge an, welche die Blattanlagen erreicht haben, wenn der Scheitel sein Wachstum einstellt, während an der Basis noch embryonales Gewebe sich befindet.

Taxodium distichum	0,2	mm
Picea excelsa	0,29	„
Abies pectinata	0,32	„
Pinus silvestris	0,35	„

Ähnliche Zahlen ergaben eine Anzahl Monokotylen. Selbst bei Phragmites communis, dessen Blätter eine beträchtliche Länge (ca. $^1/_2$ m) erreichen, war die Blattanlage bei Beendigung des Scheitelwachstums nur 0,5 mm lang. Es erhellt daraus, daß das Blatt seine Größe vor allem durch interkalares Wachstum und Streckung erreicht. Bei den Dikotylen sind die Verhältnisse mannigfaltiger, wie überhaupt die Ausbildung der Blätter. So sind die entsprechenden Zahlen für

Ruta graveolens	0.58	mm
Juglans cinerea	0,6	„
Geranium Robertianum	1,75	„
Ailanthus glandulosa	2,91	„
Anthriscus silvestris	4,5	„
Archangelica officinalis	15	„

und noch viel größere Zahlen würden bei Berücksichtigung der sogleich zu erwähnenden Droseraceen u. a. erhalten worden sein. Auf die Entstehungsfolge der seitlichen Ausgliederungen des Blattes wird unten zurückzukommen sein.

Hier sei noch das eigentümliche Verhalten von Guarea, einer Meliacee, erwähnt, das man früher mit dem mancher Farnblätter in eine Linie stellte. Das gefiederte Blatt entfaltet nämlich nur einen Teil seiner Fiedern, die unteren, in der nächsten Vegetationsperiode treten an der Blattspitze neue Fiedern auf. Nach SONNTAG's Angabe handelt es sich hier aber nicht um einen Fall lange andauernden Spitzenwachstums des Blattes. Das Blatt wird wie in anderen Fällen angelegt und hat in allen seinen Teilen damit seine Entwicklungstätigkeit abgeschlossen; nur die Entfaltungszeit ist für den oberen und den unteren Teil des Blattes verschieden, indem die basalen 3—4 Fiederpaare in der ersten, die anderen in der nächsten Vegetationsperiode sich entfalten. Ob diese Eigentümlichkeit mit den Lebensbedingungen im Zusammenhang steht, ist nicht bekannt.

Sie ist in der Familie der Meliaceen keine vereinzelte[2]). Die Blätter von Chitocheton z. B. haben, während die untersten Blättchenpaare schon entfaltet sind, einen eingerollten an den eines Farnblattes erinnernden Spitzenteil mit unentfalteten Fiederblättern. Die Entfaltung auch dieser Blätter erfolgt also für die einzelnen Teile des Blattes in verschiedenen Zeitabschnitten. Ein einzelnes Blatt setzt sich aus 3—4 „Schüben“ zusammen. Es darf wohl angenommen werden, daß die Entwicklungsgeschichte dieser Blätter mit der für Guarea angeführten übereinstimmt. Das Verhalten ist also ein anderes als das für einige — äußerlich ähnlich sich verhaltende — Farnblätter früher[3]) Angeführte. Es handelt sich aber offenbar bei diesen Dikotylen nicht um „Blattknospenblätter“ sondern um eine zeitliche Trennung der Entfaltung eines Blattes in einzelne Abschnitte.

---

[1]) Über Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. 18.

[2]) RACIBORSKI, Über die Vorläuferspitze. Flora 87 (1900), p. 11. G. VOLKENS, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912, p. 61.

[3]) p. 1092.

§ 12. Blätter mit lange andauerndem Spitzenwachstum.

Es wäre ein Irrtum, wenn man etwa den Farnen allein Blätter mit Spitzenwachstum zuschreiben wollte. Auch bei einigen Samenpflanzen ist das Blatt ausgezeichnet durch Spitzenwachstum, d. h. dadurch, daß der apikale Teil während der ganzen Dauer der Ausgestaltung des Blattes embryonalen Charakter beibehält. Ganz wie bei den Farnen sehen wir in Verbindung damit eine andere Knospenlage des Blattes, als die bei Samenpflanzen sonst übliche: das Blatt ist schneckenförmig eingerollt und bringt so die embryonalen Teile in eine von den älteren, widerstandsfähigeren Teilen geschützte Lage.

So ist es, wie Fig. 1279 zeigt, bei Drosophyllum (wo das Blatt nach außen hin [epitroph] eingerollt ist) und einigen anderen Droseraceen (Drosera binata, Dr. dichotoma u. a. (Blattspitzen nach innen [hypotroph] eingerollt), ebenso bei einer Anzahl Utricularien. Wir sahen, daß das Spitzenwachstum bei ihnen die merkwürdige Ausbildung der Blätter ermöglicht (p. 118 ff.), auch ihre Regenerationstätigkeit hängt damit zusammen [1]). Daß übrigens die Wachstumsverteilung für die Blattform nicht ausschlaggebend ist, zeigt z. B. die Tatsache, daß bei Byblis gigantea (welche irrtümlicherweise zu den Droseraceen gerechnet wurde) die Blätter zwar denen von Drosophyllum ganz gleichen, aber ein ausgesprochen interkalares Wachstum und dementsprechend keine eingerollte Knospenlage besitzen.

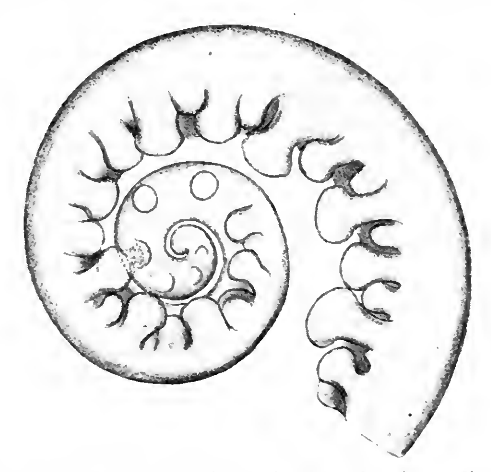


Fig. 1279. Blattspitze eines noch eingerollten Blattes von Drosophyllum lusitanicum. Vergr. Man sieht, daß die gestielten Drüsen in progressiver Reihenfolge angelegt, aber auch neue zwischen sie eingeschaltet werden.

Außer bei Droseraceen und Utriculariaceen findet sich ein lang andauerndes Spitzenwachstum auch an den Blättern einiger Sapindaceen. So an den sonderbaren Phyllarthronblättern (Fig. 342 *III*), bei denen es aussieht, als ob die einzelnen Blattabschnitte der Reihe nach auseinander hervorsprossen würden und Filicium decipiens (Fig. 342 *I*). Vereinzelt ist wohl auch noch in anderen Familien dasselbe Verhalten zu finden.

Auch als Abnormität kann es auftreten. So bei den Wendeltreppenblättern von Begonia (p. 25, Fig. 26) und den von W. Magnus beschriebenen Fiederblättern von Pometia pinnata [2]).

Es dürfte kaum ersprießlich sein, diese vereinzelten Fälle länger andauernden Spitzenwachstums bei Dikotylen phylogenetisch als Überbleibsel von farnartigen Vorfahren her auszudeuten. Denn wir wissen über die Vorfahren der Dikotylen gar nichts und können noch weniger verfolgen, ob das Spitzenwachstum der Blätter ein von farnähnlichen Vor-

[1]) Vgl. Goebel, Einleitung in die exper. Morphologie, p. 239.

[2]) W. Magnus, Blätter mit unbegrenztem Wachstum in einer Knospenvariation von Pometia pinnata Forsk. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, 3. suppl. 1910.

fahren ererbtes oder ein neu aufgetretenes ist. Es genügt also, die Übereinstimmung mit der Blattentwicklung der Farne hervorgehoben zu haben. Jedenfalls aber zeigen auch diese Tatsachen, daß zwischen der Blattbildung der Samenpflanzen und der der Pteridophyten nicht der prinzipielle Unterschied besteht, der teilweise angenommen wurde.

§ 13. Knospenlage der Blätter.

Die Knospenlage der Blätter hängt ab einerseits von der Art und Weise der Wachstumsverteilung bei der Blattentwicklung, andererseits von den Raumverhältnissen in der Knospe. So zeigt eine flüchtige Untersuchung einiger in der Knospe am Rande eingerollter Blätter, daß dies solche sind, die ein länger anhaltendes embryonales Randwachstum haben, daß also — mutatis mutandis — dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei den an der Spitze eingerollten Blättern. Die Beeinflussung durch Raumverhältnisse aber erwies sich dadurch, daß Blätter, in deren Achsel frühzeitig eine Knospe entsteht, durch diese verhindert werden, die sonst durch das Blattwachstum bedingte Knospenlage einzunehmen. Die gewöhnlichen Laubblätter von Caltha palustris z. B. sind in der Knospe vom Rande her eingerollt, die, welche eine Blütenknospe stützen, dagegen flach ausgebreitet[1]).

Ein ähnliches Beispiel wurde für Narcissus oben (p. 1323) angeführt. In den Blütenknospen von Papaver sind die Blumenblätter eigentümlich zerknittert. Es rührt dies her von ihrem starken Flächenwachstum einerseits, den engen Raumverhältnissen der Knospe andererseits. Entfernt man die Kelchblätter einer jungen Blütenknospe und schützt diese gegen Vertrocknung, so bleibt die Einknitterung der Blumenblätter aus. Ähnlich verhalten sich die in der Knospenlage „zerknitterten“ Blätter von Rheum.

Indes haben die Raumverhältnisse doch nur eine untergeordnete Bedeutung gegenüber der Wachstumsverteilung im Blatte.

Es ist bemerkenswert, daß dieselbe Erscheinung, die sich auch bei der Entfaltung der Blätter vielfach geltend macht (bald Förderung der Ober-, bald der Unterseite), auch schon beim embryonalen Wachstum innerhalb der Knospen auftritt, ohne daß sich für die Bevorzugung der einen oder der anderen Seite bis jetzt ein Grund angeben ließe.

Auf die verschiedenen Typen der Knospenlage kann hier nicht eingegangen werden.

§ 14. Wachstumsverteilung bei Anlegung der Blattfläche.

Im obigen handelte es sich um die Wachtsumsverteilung in der Blattanlage im allgemeinen, hier ist noch die Anlegung der Blattfläche kurz zu besprechen.

Die Vorgänge sind verhältnismäßig einfach, wo das Blatt von vornherein als flaches Gebilde angelegt wird, das durch in der Querrichtung gleichmäßige Streckung des embryonalen Gewebes seine fertige Gestalt gewinnt. Wo aber frühzeitig schon z. B. ein dicker zur Mittelrippe werdender Teil sich sondert von einem dünneren, zur Spreitenbildung verwendeten, treten meist verwickeltere Beziehungen zwischen embryonalem Wachstum und Streckung ein. Die Typen, die man dafür aufzustellen versucht hat, sind miteinander durch Übergänge verbunden, die Abgrenzung ist infolgedessen mehr oder minder willkürlich.

---

[1]) Vgl. Arnoldi, Über die Ursachen der Knospenlage der Blätter. Flora 87 (1900), p. 449.

Als Beispiel sei die von PRANTL [1]) vorgeschlagene Einteilung angeführt. Er unterscheidet:

1. Basiplaster Typus: Die Streckung tritt in der ursprünglich gleichmäßig embryonalen Blattanlage zuerst an der Spitze ein und greift dann nach unten hin um sich, bis das zunächst noch tätige Meristem verschwunden ist. So bei den Moosen, den Lycopodinen, Coniferen (mit Ausnahme der früher zu ihnen gerechneten Gattung Ginkgo), den meisten Monokotylen, einer Anzahl Dikotylen mit einfachen Blättern (Sempervivum, Erica Tetralix, Gentiana asclepiadea, Asclepiadeen). Wo wie bei den letzteren fiederige Nervatur vorkommt, sondert sich zunächst ein starker Mittelnerv aus (vgl. Fig. 327 *II*), der rechts und links von Teilungsgewebe begleitet wird. Dies geht in basipetaler Richtung, aber in der Querrichtung ganz gleichmäßig in Streckung über. Bei anderen hierher gerechneten Blättern treten am Meristem (in basipetaler Richtung) Auszweigungen auf, die zu Blattzähnen (Salix, Celtis, Prunus avium) oder Fiedern (Cephalaria leucantha) resp. Lappen (Bryonia u. a.) werden (vgl. auch Fig. 329).

2. Pleuroplaster Typus: Mit randständigem Meristem, die Blattspitze geht nicht so rasch in den Dauerzustand über wie bei dem basiplasten Typus. Von einfachen Blättern seien genannt: Aristolochia tomentosa, Rhamnus Frangula, Syringa vulgaris. Der Übergang in die Streckung erfolgt in dem ganzen aus Meristem bestehenden Gewebe nahezu gleichzeitig, nur am Rande bleibt längere Zeit noch der „meristische Zustand" erhalten. Wo sich Verzweigungen finden, treten sie in akropetaler Reihenfolge auf (Quercus, Corylus, Tilia usw.), bei Ulmus von der Mitte nach oben und unten.

3. Euklader Typus: Die Auszweigungen treten nicht wie bei 1. und 2. erst dann auf, wenn ein Teil des Meristems in Streckung eingetreten ist, sondern schon, wenn das Blatt noch gleichmäßig aus embryonalem Gewebe besteht (Ginkgo, Juglans, Papilionacen usw.).

Eine scharfe Grenzlinie läßt sich, wie erwähnt, zwischen diesen Typen (namentlich dem ersten und zweiten) nicht ziehen und die Zweckmäßigkeit ihrer Aufstellung ist deshalb zweifelhaft. Auf die Frage nach der Wachstumsverteilung wird auch bei der speziellen Behandlung der Blattbildung bei der Besprechung der Beziehungen zwischen Blattentwicklung und Verlauf der Blattnerven näher einzugehen sein.

Es kehren, wie schon vor Jahren betont wurde (auch p. 65 dieses Buches), bei anderen Pflanzenteilen begrenzten Wachstums gang dieselben Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung wieder (z. B. bei Placenten) und man hat bei den Blättern wohl zuviel Gewicht auf diese Wachstumsfragen gelegt.

§ 15. Das Zustandekommen der Blattgliederung.

Bei einfach gestalteten Blättern, namentlich solchen, die keinen Blattstiel haben, geht die Entwicklung von der Blattanlage bis zum fertigen Blatt ohne irgendwie auffallenden Formwechsel vor sich.

Anders bei höher gegliederten Blättern.

Wir sehen vor allem, daß der Blattstiel verhältnismäßig spät entsteht, was der Tatsache entspricht, daß er auch erst bei und nach der Entfaltung in Tätigkeit tritt. Die Blattanlage erscheint zunächst in Gestalt eines Wulstes oder eines Höckers, sie wird in diesem Zustand als „Primordialblatt" bezeichnet. Das Primordialblatt gliedert sich fernerhin in zwei Teile, die aber nicht etwa scharf voneinander getrennt sind, sondern sich

---

[1]) PRANTL, Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. der D. bot. Gesellsch., Bd. 1, p. 280 ff.

nur durch den Anteil unterscheiden, den sie am ferneren Wachstum der Blattanlage nehmen.

Der dem Stengelvegetationspunkt aufsitzende Teil der Blattanlage, der Blattgrund, nimmt nämlich an der weiteren Differenzierung der Blattanlage keinen Anteil, oder doch nur insofern, als aus ihm bei vielen Pflanzen zu beiden Seiten der Blattanlage je ein Auswuchs hervorgeht. Diese beiden Sprossungen des Blattgrundes werden als Nebenblätter oder Stipulae bezeichnet. In vielen Fällen gewinnt der Blattgrund eine scheidenförmige Ausbildung, so namentlich bei den Gräsern, Umbelliferen u. a.

Der über dem Blattgrund gelegene Teil der Blattanlage, das „Oberblatt", ist derjenige, aus welchem die Blattspreite hervorgeht. Ist diese im fertigen Zustand gegliedert (also z. B. gefiedert oder geteilt), so kommt dies (abgesehen von den Palmen) durch Verzweigung des Oberblattes zustande.

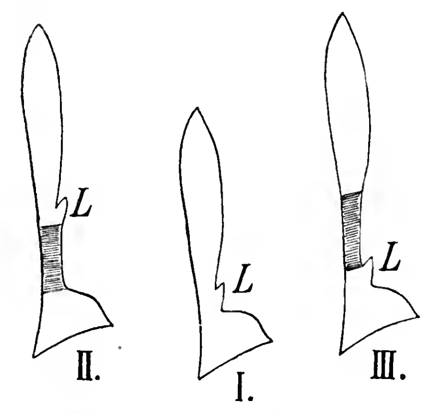


Fig. 1280. Schema für die Bildung der der Ligula (*L*) am Grunde der Spreite (*II*) oder des Blattstiels *III*. Der zum Blattstiel werdende Teil der Blattanlage ist schraffiert.

Der Blattstiel ist, wie erwähnt, überall erst späterer Entstehung, er wird zwischen Oberblatt und Blattgrund eingeschoben, d. h. er entsteht aus dem zwischen beiden gelegenen Teil der Blattanlage, welche die Eigenschaften eines embryonalen Gewebes länger behält.

Die Frage, ob der Teil der Blattanlage, welcher sich zum Blattstiel entwickelt, dem „Oberblatt" oder dem Blattgrund angehöre, ist natürlich nur da entscheidbar, wo beide einigermaßen scharf voneinander abgegrenzt sind, was durchaus nicht immer der Fall ist.

Den zahlreichen Fällen, in denen man den Blattstiel als einen besonders ausgebildeten Teil der Spreite betrachten kann, stehen auch solche gegenüber, in denen man eine Entstehung des Blattstiels durch starkes Wachstum (und dementsprechende anatomische Ausbildung) des oberen Teiles des Blattgrundes annehmen kann. So bei Fächerpalmen, wie Acanthorrhiza, Chamaerops, Livistona, Sabal, Thrinax (um nur die vom Verf. untersuchten zu nennen).

Der Grund für diese Annahme liegt darin, daß diese Palmen unterhalb ihrer Blattspreite einen Auswuchs haben (eine „Ligula") (*L* Fig. 1280), welche sich an die Ränder der Blattspreite ansetzt. Diese „Ligula" findet sich aber bei anderen Monokotylen als Abschluß der Blattscheide. Läßt man das auch für die angeführten Palmen gelten, so ist der Blattstiel als eigenartig ausgebildeter oberer Teil der Blattscheide zu betrachten. Die Entwicklungsgeschichte spricht nicht dagegen [1]). Bei den untersuchten Fiederpalmen dagegen liegt kein Grund vor, den Blattstiel dem Blattgrund zuzurechnen — er stimmt ganz mit den sonstigen Teilen der Blattmittelrippe (Rhachis) überein. Die Keimpflanzen von Sabal Adansoni hatten an den Primärblättern noch keine Ligula. Die Primärblätter waren ebenso gestaltet wie die in Fig. 1285 von Phoenix abgebildeten, hatten

[1]) Vgl. z. B. die Abbildungen Eichler's, Taf. II, Fig. 26—29. Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter (Abh. der Preuß. Ak. d. W. 1885).

also auch einen Stiel — von dem, wenn man die Folgeblätter nicht mit heranzieht, nicht zu entscheiden wäre, ob er dem Blattgrund oder dem Oberblatte zuzurechnen ist.

Es würde also nach dem oben Angeführten der Blattstiel sowohl durch Streckung des unteren Teils des Oberblattes als des oberen Teils des Blattgrundes entstehen können.

Im folgenden soll die Blattbildung und Blattentwicklung bei den größeren Gruppen der Samenpflanzen kurz besprochen werden.

§ 16. **Die Blätter der Gymnospermen.**

a) Cycadeen. Die Blätter der Cycadeen gleichen nicht nur äußerlich denen mancher Farne (auch dadurch, daß bei Cycas zwar nicht die Blattspindeln, aber die Fiederblättchen bei der Entfaltung eingerollt sind), sie zeigen auch in ihrem inneren Aufbau noch Übereinstimmung mit diesen. Blätter, deren Nervatur eine „offene" ist, kommen nur bei Farnen, Cycadeen und Ginkgo vor. Bei allen anderen Samenpflanzen mit verzweigten Blattnerven zeigen die Nerven Querverbindungen. Die Nervatur ist also nicht eine offene, sondern eine geschlossene. Dazu kommt, daß bei Macrozamia, Encephalartos, Ceratozamia, Zamia, Stangeria und Bowenia sich Gabelteilung der Blattnerven findet, wie sie für die Farnblätter eigentümlich ist, auch für die, welche schon eine geschlossene Nervatur entwickelt haben.

Dagegen hat, wie schon erwähnt, das Spitzenwachstum der Blätter eine Abänderung gegenüber dem der Farnblätter erfahren.

Der Blattscheitel geht verhältnismäßig früh in den Dauerzustand über, wie es scheint zuweilen schon vor Auftreten der Fiederblättchen. Diese gehen hervor aus zwei flügelförmigen Wucherungen der Blattanlage, die embryonal bleiben; darin besteht ein Unterschied in der Blattentwicklung gegenüber der der Marattiaceen. Allerdings reichen die vorhandenen Angaben nicht ganz aus, um einen Einblick in die Dauer des Scheitelwachstums zu gewinnen. SONNTAG gibt a. a. O. p. 241 an, daß ein Blatt von Cycas Thouarsii, welches eine Länge von ca. 50 cm hatte, eine eingerollte Blattspitze mit vollständig embryonalem Scheitel besaß, während in den von BOWER[1]) untersuchten Fällen dies apikale Wachstum, das nie sehr ausgeprägt war, mit dem Erscheinen der Fiedern aufhörte. Dies erfolgt bei den einen (C. SEEMANNI, C. Jenkinsiana) in akropetaler, bei anderen nahezu gleichzeitig, oder die in der Mittelregion des Blattes treten etwas früher auf als die oberen und unteren (C. Jenkinsiana), während die Macrozamia Miqueli und Encephalartos Barteri die Entwicklungsfolge deutlich eine basipetale ist.

Man kann die Cycadeenblätter ableiten von Farnblättern mit einheitlich fortwachsendem apikalem Meristem (in welchem eine Gabelung nicht mehr erfolgt), während sie in den Nerven, teilweise auch noch in der Blattfläche der Seitenfiedern noch eintritt, ähnlich wie bei dem in Fig. 1022 abgebildeten Farnblatte. Das Erlöschen des Wachstums an der Blattspitze, während das embryonale Wachstum an der Basis noch fortdauert, konnte zu einer basipetalen Anlegung der Fiedern führen. Damit hat sich aber das Cycadeenblatt schon wesentlich von dem der Farne entfernt. Wir werden demnach an den Blättern der Angiospermen, die den Farnen sehr viel ferner stehen als die Cycadeen, kaum mehr eine Übereinstimmung der Blattentwicklung mit der der Farne erwarten können.

---

[1]) BOWER, On the comparative morphology of the leaf .... Phil. trans. of the royal soc. 1884 Pt. II.

b) Bei den Blättern von Ginkgo überwiegt das Flächenwachstum der Spreite das Längenwachstum. Dem auf p. 1039 und 1040 Ausgeführten entsprechend zeigt es ein randständiges Meristem, welches wie bei vielen Farnblättern gabelig verzweigte Nerven anlegt. Die Knospenlage der Blätter ist keine schneckenförmige, sondern die Seitenteile sind nach oben eingerollt. Bei jungen Pflanzen und an den Langtrieben treten oft Blätter mit wiederholt gabelig eingeschnittenen Rändern auf.

c) Auf die Blattentwicklung der Coniferen hier näher einzugehen, ist bei deren einfacher Gestaltung nicht notwendig. Daß die Nadelform, welche die Blätter der meisten Coniferen aufweisen, eine aus ursprünglich größeren Blättern hervorgegangene ist, ist wahrscheinlich. Einerseits besitzen manche Coniferen wie Araucaria imbricata, Agathis alba u. a. noch verhältnismäßig große, mehrnervige Blätter, andererseits können wir die Blattreduktion bei den Keimpflanzen mancher Coniferen deutlich verfolgen, es erscheint also nicht unberechtigt, sie auch für die phylogenetische Entwicklung zu vermuten. — Zudem läßt sich derselbe Vorgang bei manchen Angiospermen (z. B. Proteaceen) mit Sicherheit annehmen. Es sprechen also auch Analogiegründe dafür.

d) Auch bei den Gnetaceen erlischt das apikale Wachstum der Blattanlagen sehr früh. Dies ist namentlich auch ausgesprochen bei der in so vieler Hinsicht merkwürdigen Welwitschia mirabilis, die zeitlebens nur zwei mit den Kotyledonen gekreuzte Laubblätter besitzt, die jahrzelntelang durch die Tätigkeit einer basalen Zone wachsen.

Die Blätter von Gnetaceen gleichen an Gestalt und geschlossener Nervatur sehr denen vieler Dikotylen. Ob bei den Seitennerven 1. Ordnung noch eine gabelige Verzweigung vorkommt wäre entwicklungsgeschichtlich zu prüfen.

§ 17. Blattbildung bei den Monokotylen.

Auf die einfache Gestaltung der Blätter der meisten Monokotylen wurde schon hingewiesen. Die Frage, ob die bei den Monokotylen am häufigsten auftretende Blattform — wie sie z. B. bei den Liliaceen sich findet — als eine rückgebildete zu bezeichnen sei, wird später zu erörtern sein. Eben wegen ihrer meist sehr einfachen Gestaltung sollen die Blätter der Monokotylen zunächst besprochen werden.

Als Beispiel sei die Bildung eines Grasblattes kurz besprochen (Dactylis glomerata Fig. 1173). Das Blatt besteht aus einer „geschlossenen“ Blattscheide und einer Blattlamina. An der Grenze beider steht die häutige „Ligula“ (vgl. unten). Die Blattscheide ist, wie erwähnt, imstande, das lange interkalar weiter wachsende Internodium zu stützen. Man kann sich leicht überzeugen, daß ein noch im Wachstum begriffener Grashalm, den man horizontal hält, nach Entfernung der Blattscheiden sein Gewicht nicht mehr zu tragen vermag. Betreffs der Spreiten- und Scheidengelenke sei auf den Ergänzungsband verwiesen.

Die jüngste Blattanlage an dem massigen Vegetationskegel hat die Form eines Wulstes, der aber noch nicht ganz um den Vegetationspunkt herumgreift. Erst bei dem zweitjüngsten Blatte gewinnt die Blattanlage die Form eines kreisförmigen Walles, dessen eine Seite, die, an welcher die Lamina entsteht, von Anfang an etwas höher ist als die gegenüberliegende. Diese Seite wächst stärker, während der stengelumfassende Blattgrund sich durch interkalares Wachstum zur Blattscheide ausbildet. Der Blattgrund ist anfangs sehr klein und gewinnt erst durch interkalares Wachstum seine Ausbildung zur Blattscheide. Von ihr scharf abgesetzt erscheint er erst nach dem Auftreten der Ligula. Daß die eben geschilderte Blattentwicklung nicht so aufgefaßt werden kann, wie Trécul wollte, daß nämlich zuerst die Blattscheide sich bilde, ist

klar. Die Blattanlage besitzt vielmehr anfangs weder Spreiten- noch Scheidenteil. Der erstere wächst nicht aus dem letzteren hervor, sondern beide differenzieren sich erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung. Was die Blattscheide betrifft, die später eine Röhre darstellt, so mag noch darauf hingewiesen sein, das diese nicht etwa als durch „Verwachsung" der Ränder einer ursprünglich offenen Scheideanlage zustande gekommen zu denken ist, wie dies früher angenommen wurde, sondern dadurch, daß eine ringförmige Zone des Sproßvegetationspunktes sich an der Blattbildung beteiligt.

Eine vielfach nicht richtig aufgefaßte Eigentümlichkeit der Grasblätter ist hier noch zu erwähnen.

Die Lamina ist bei Bambusa in der Knospenanlage eingerollt (Fig. 1281 *II*) und bleibt so verhältnismäßig lange Zeit, bis zu einem Stadium, wo die Gewebeausbildung im Blatte schon ziemlich fertig ist. Die Ausbreitung des Blattes wird hier besorgt durch besondere „Gelenkzellen" d. h. Epidermiszellen, die zunächst klein bleiben, bei der Entfaltung aber stark heranwachsen und ein Volumen gewinnen, welches beträchtlich größer ist als das der übrigen Epidermiszellen. Diese Gelenkzellen finden sich auch bei einigen anderen Monokotylen, ihre Bedeutung wurde zuerst von DUVAL-JOUVE [1]) richtig erkannt.

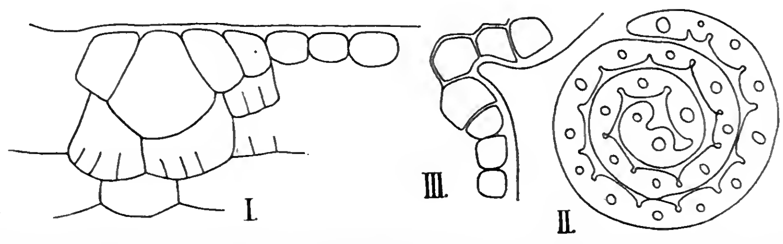


Fig. 1281. Bambusa verticillata, Blattquerschnitte, *II* durch die noch eingerollte Blattspreite, *III* eine Gelenkstelle stärker vergrößert, *I* dieselbe an einem entfalteten Blatte.

Einige Monokotylenblätter lassen die Spreite an ihrem unteren Ende jederseits auswachsen, es entsteht ein „pfeilförmiges" Blatt wie bei Sagittaria und einigen Aroideen. Dies Wachstum tritt in besonders auffallender Weise da auf, wo an diesen basalen Blattzipfeln eine Verzweigung auftritt, wie dies z. B. bei Helicodiceros, Helicophyllum, Dracunculus, Sauromatum u. a. der Fall ist. In Fig. 1282 ist die merkwürdige Blattbildung von Helicodiceros abgebildet. Es sieht bei oberflächlicher Betrachtung aus, als ob auf dem Blatte an dessen Basis sich zwei radiär beblätterte Sprosse erheben würden. In Wirklichkeit hat die Blattspreite unten zwei Lappen (*1* und *1a*), die es pfeilförmig machen würden (wie manche andere Aroideenblätter) wenn sie einfach blieben. Sie verzweigen sich aber sympodial (d. h. es entsteht aus *1* an dessen Basis *2*, an diesem *3* usw.). Diese Zipfel sind nicht, wie etwa bei Sauromatum, in einer Ebene ausgebreitet, sondern wendeltreppenartig gedreht, so daß die Blattzipfel an einer zentralen Achse angeordnet erscheinen. Diese ist nichts anderes als der verdickte äußere Rand der Basis der einzelnen Lappen, er bildet den Träger für die Wendeltreppe.

In der Jugend haben die Pflanzen zunächst Blätter ohne Basallappen, dann solche mit einem einfachen, unverzweigten Basallappen. Man sieht also deutlich auch daran, daß nur eine eigenartige Weiterentwicklung dieses Basallappens vorliegt. Früher (p. 25) wurde diese sonderbare

[1]) Histotaxie des feuilles des Graminées. Ann. d. sienc. nat. bot. VI, Série 1.

Blattform mit den Wendeltreppenblättern verglichen, die bei einigen Begoniabastarten auftreten. Wenn man auch geneigt sein wird, ihnen eine biologische Bedeutung zuzuschreiben (wie dies in der 1. Aufl. z. B. versucht wurde), so ist man über bloße Vermutungen derzeit nicht hinausgekommen.

Die Blätter von Sauromatum und Amorphophallus die eine ähnliche basale Verzweigung aufweisen (deren einzelne Glieder aber in Einer Ebene und zwar rechtwinklig zum Blattstiel liegen), nähern sich einigermaßen der Schildform. Gewöhnlich tritt bei diesen Pflanzen jeweils nur Ein Blatt auf, das durch seine Größe und Gliederung zu den eigenartigsten Blattformen des Pflanzenreichs zählt.

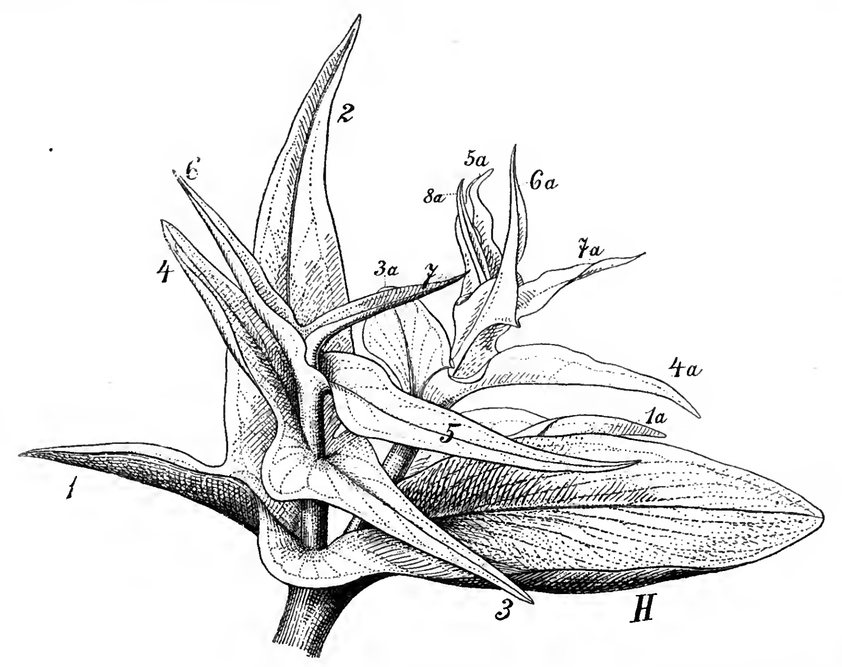


Fig. 1282. Helicodiceros muscivorus, Blatt (auf die Hälfte verkleinert) schief von oben gesehen. *H* Die eigentliche Blattfläche, Erklärung im Text.

Auch sonst zeichnen sich manche Aroideen durch merkwürdige Blattbildungen aus. In Fig. 1285 sind die Blätter einer hierher gehörigen Pflanze abgebildet, welche teils durch Bildung von Löchern in der Spreite teils durch Fiederblättchen ähnliche Lappen sich auszeichnen. Die Blattbildung dürfte hier ähnlich zustande kommen, wie bei Monstera deliciosa [1]) (Fig. 1284) und den verwandten Formen (Fig. 1283), wo zwischen den Nerven liegendes Gewebe im Wachstum zurückbleibt und vertrocknet. Wenn dieses absterbende Gewebe nahe dem Rande liegt, und der dünne, es nach außen begrenzende Gewebestreifen zerreißt, entsteht ein fiederig-gelapptes Blatt, wenn er weiter innen liegt ein Loch. Bei den fiederlappigen oder fiederteiligen Blättern von Philodendron-Arten dagegen liegt keine Lochbildung vor, sondern eine Lappenbildung durch stärkeres Wachstum einzelner Randteile des Blattes, und bei den Anthurien, die

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei Engler, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien Araceae, p. 104.

wie A. digitatum fingerförmig zusammengesetzte Blätter haben, entstehen diese als Auszweigungen der Blattanlage in basipetaler Reihenfolge.

Verzweigte Blätter besitzen unter den andern Monokotylen sonst nur noch Tacca pinnatifida und einige Dioscorea-Arten (D. quinqueloba, D. Fargesi u. a.).

Eine besondere Besprechung verdienen die Palmenblätttter, von denen manche zu den größten Blättern, die wir kennen, gehören. Damit steht auch ihre Gliederung im engsten Zusammenhang, sowie der Besitz eines starken Blattstieles und (bei vielen) einer mächtigen Mittelrippe. Wo eine Gliederung der Blattspreite sich findet, kommt sie nicht wie sonst durch Verzweigung der ursprünglich einfachen Blattanlage zustande, sondern durch Zertrennung einer ursprünglich einheitlichen Blattfläche.



Fig. 1283. Epipremnum pinnatum Engl. Zwei Primärblätter. Bei *I* hat das Blatt nur kleine Löcher, bei *II* sind diese größer und führen zum Teil eine „Teilung" der Blattfläche herbei (1/4 nat. Gr.)



Fig. 1284. Monstera deliciosa. Junges Blatt mit vertikal nach unten gerichteter Spreite von außen (verkleinert).

Dafür finden wir schon bei einigen anderen Monokotylen Analoga. So bei Musa, deren Blätter leicht in einzelne, an der dicken Mittelrippe befestigte Abschnitte zerrissen werden. Das geschieht hier aber durch äußere Einwirkungen, namentlich den Wind, während bei anderen Monokotylen, wie z. B. Cyclanthus bipartitus, die Zerreißung bei der Entfaltung durch die im Blatte vorhandenen Spannungsverhältnisse erfolgt (Fig. 1288, C).

Auf solche mechanische Zerreißungen führte man früher auch die Zerteilung der Palmblätter zurück, wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gezeigt hat, mit Unrecht. Es handelt sich hier vielmehr um ein mehr oder minder frühzeitig, immer aber schon vor der Entfaltung vor sich gehendes Absterben von bestimmten Gewebeteilen oder um eine Trennung durch Verschleimung der Zellwände; dadurch ist also die Zerteilung der Blattfläche von vornherein vorgezeichnet.

Gewöhnlich unterscheidet man zwei Typen von Palmenblättern: die der Fächerpalmen und die der Fiederpalmen.

Wir können es als eine Art Mittelform zwischen beiden Palmen

Stevensonia grandifolia betrachten, welche eine zusammenhängende, aber mit einer Mittelrippe versehene Blätter haben.

Schon aus dem p. 69 für die Primärblätter Angeführten geht übrigens hervor, daß beide Blattformen sich von einer gemeinsamen Ausgangsform ableiten lassen. Es ist leicht verständlich, daß bei Blättern, die so riesige Größe erreichen wie viele Palmblätter auch mancherlei Eigentümlichkeiten der Gestaltung und Entwicklung zu erwarten sein werden.

Beginnen wir mit den Fächerpalmen, weil diese der ursprünglichen Blattform der Monokotylen noch näher stehen als die Fiederpalmen.

Zunächst ist klar, daß die fächerartige Faltung dieser Blätter tatsächlich dieselbe mechanische Bedeutung hat, wie bei einem aus gefaltetem Papier gebildeten Fächer, d. h. es wird dadurch die Blattfläche ohne viel Materialaufwand ausgebreitet erhalten [1]). Wenn sie flach wäre, würde sie sich unter ihrem Gewichte durchbiegen oder müßte sehr starke Rippen bilden.

Fig. 1285. Primärblätter (auf $1/6$ verkleinert). *I* und *II* von Phoenix canariensis, *III* und *IV* von Chamaerops excelsa.

Dasselbe Bauprinzip wiederholt sich auch bei den Fiedern der Fiederpalmen, die wenigstens an der Basis oft rinnig-gefaltet sind.

Die Faltung der Blattspreite beginnt übrigens außerordentlich frühe an der Blattanlage, was teilweise zu Mißverständnissen geführt hat [2]). Wenn ein Fächerblatt eine bedeutendere Größe erreichen soll, so müssen die einzelnen Strahlen des Fächers an der Spitze voneinander divergieren, an der Basis ist dies aus mechanischen Gründen nicht wohl möglich. Der obere Teil der Blattanlage, welcher an der Faltung nicht teilgenommen hat, stirbt ab, dadurch wird Raum geschafft für die Divergenz der Falten und auch die Spitzen der einzelnen Strahlen trennen sich auf mehr oder minder weite Strecken hin.

Und zwar findet die Trennung bei den verschiedenen Palmen verschieden früh statt. Bei Pritchardia filifera sterben die schon mit Gefäßbündeln versehenen Oberkanten der Falten ab. Man sieht die zerrissenen Gewebestreifen als lange, braune Fäden am entfalteten Blatte hängen. Bei Chamaerops tritt die Trennung viel früher ein, solange das Gewebe des Blattes noch ziemlich embryonalen Charakter hat und erfolgt durch Verschleimung der Zellwände (ebenso bei Rhapis und Cocos [letztere mit gefiederten Blättern]). Einen gewissen Übergang zwischen diesen beiden Arten der Trennung bildet z. B. Archontophoenix (mit Fiederblättern), wo die Streifen des Blattgewebes, welche bei der Entfaltung zugrunde gehen, von vornherein dünner angelegt werden als das übrige Blattgewebe.

[1]) Ebenso ist es, wenngleich weniger ausgesprochen, bei den dünnen, nicht flach ausgebreiteten Blattflächen der Liliacee Curculigo. Diese reißen leicht von der Spitze her ein.

[2]) So bei Mohl, Naumann u. A. (vgl. Deinega, Flora 1898; daselbst auch Literaturangaben).

Die Keimpflanzen fast aller Fächerpalmen [1]) haben die gewöhnliche monokotyle Blattform (mit bogenförmig verlaufenden, nicht an der Spitze divergierenden Blattnerven). Dasselbe gilt für viele Fiederpalmen, deren Fiederung, wie schon aus den oben angeführten Beispielen hervorgeht, gleichfalls aus einer Zerteilung, nicht aus einer Verzweigung der Blattfläche entspringt.

Betrachten wir z. B. die Primärblätter von Phoenix, so finden wir zunächst Blätter, die mit denen gewöhnlicher Monokotylen übereinstimmen

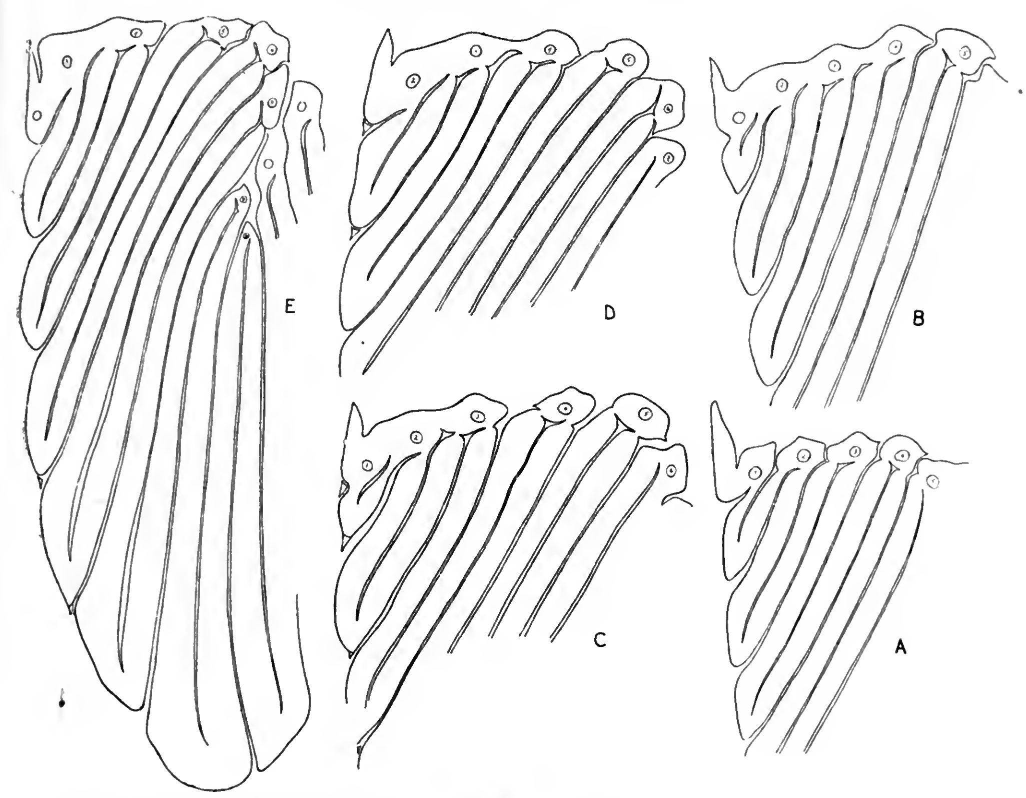


Fig. 1286. Phoenix dactylifera nach Hirmer. Querschnitt durch die Falten eines jungen Blattes in verschiedener Höhe. Man sieht wie auf kürzeren oder längeren Strecken die oberen Kanten der Falten miteinander verschmolzen sind.

(abgesehen etwa von ihrer, übrigens jetzt noch wenig ausgesprochenen Faltung), Fig. 1285, I, II. Wir sehen dann an der Basis des Blattes eine stärkere (zunächst aber auf die Basis beschränkte), mittlere Partie sich bei späteren Blättern herausbilden, die einen immer größeren Teil der Blattanlage in Anspruch nimmt und eine kräftige Mittelrippe darstellt. Die Blattfläche trennt sich dann in einzelne Segmente; daß dieser Vorgang an der Basis der Primärblätter beginnt, steht in Übereinstimmung mit dem interkalaren Wachstum des Blattes (Fig. 1285, II).

Wir sehen so aus dem gewöhnlichen Monokotylenblatt eine ganz andere Blattform hervorgehen, und zwar lassen sich folgende Entwicklungsstufen,

---

[1]) Bei manchen Palmen ist schon das erste Laubblatt geteilt, vgl. Pfitzer, Über Früchte und Keimung einiger Palmen. Ber. der d. bot. Gesellsch., Bd. III, 1885, p. 32 und die dort angeführte ältere Literatur.

welche von einer ganzen Blattfläche zu einer zerteilten führen, unterscheiden:

1. Die Zerteilung findet statt am entfalteten Blatte und zwar unter dem Einfluß äußerer Einwirkungen (Wind, Regentropfen). Hierher gehört Musa, bei der, wie erwähnt, die Zerteilung der Blattspreite die Funktion nicht beeinträchtigt. Bei Heliconia dasyantha fand KARSTEN, daß eine besondere Einrichtung besteht, welche eine Zerschlitzung der Blattspreite unter dem Einfluß vom Regentropfen bedingt: es stirbt ein Randstreifen des Blattgewebes ab, ehe die Mittelpartie ihre vollständige Größe erreicht hat. Dadurch entstehen Spannungen, welche beim Auffallen von Regentropfen eine Zerschlitzung der Spreite bedingen.

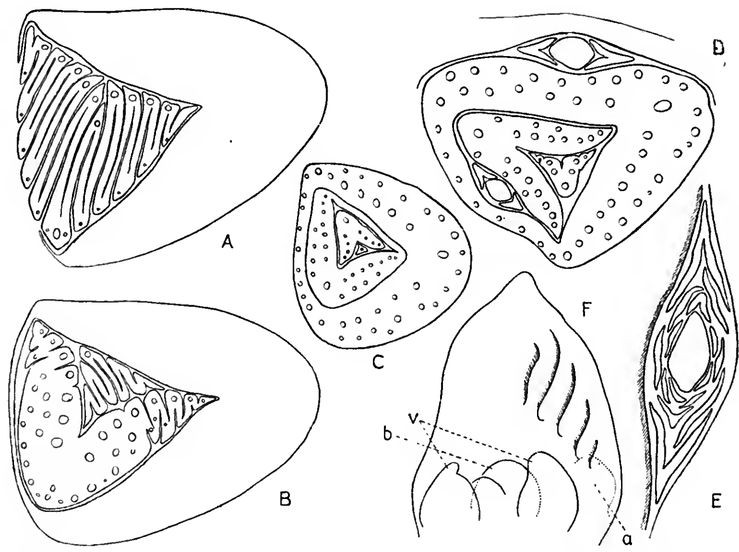


Fig. 1287 (nach HIRMER). Curculigo recurvata. *A* und *B* Querschnitte durch zwei Blätter verschiedenen Alters auf verschiedener Höhe. Beim jüngeren (links) tritt die Faltung der Blattspreite deutlich hervor. *D* Frei präpariertes Blatt von der Fläche, in dessen Achsel eine Infloreszenzanlage *b* mit zwei Vorblättern *v*.

2. Die Zerteilung findet beim Entfalten statt durch im Blatte vorhandene Spannungen, Cyclanthus bipartitus.

3. Die Trennungsstellen werden schon in der Knospe vorbereitet durch Absterben oder Verschleimen von Gewebe bei Palmen.

Die eigenartige Entwicklung der Palmblätter steht ohne Zweifel mit der bedeutenden Größe, welche sie erreichen können im Zusammenhang. Nehmen wir als Beispiel eine Fiederpalme, deren Blattrippe oft eine Länge von mehreren Metern erreicht. Ein so mächtiges Blatt muß zunächst der Teil herstellen der die Blattfläche trägt, das ist die Mittelrippe.

Diese wird also zunächst vorbereitet. Die Blattspreite ist an ihr nur als ein flossenähnlicher Saum rechts und links vorhanden, sie hat die Aufgabe zu lösen in engem Raum doch eine bedeutende Flächenentwicklung zu erreichen. Noch kurz vor der Entfaltung ist sie aufs dichteste zusammengepackt. Man sieht die jungen Blätter wie lange, spitze Lanzen sich erheben. Diese dichte Zusammenpackung der Blattfläche hat auch bedingt, daß über die Art ihrer Anlegung sich die oben erwähnten irrtümlichen Auffassungen ergeben haben.

Durch die Untersuchung HIRMER's[1]) sind die letzten Zweifel beseitigt worden. Zunächst sei an der Amaryllidee Curculigo (Fig. 1287) die Eigentümlichkeit erläutert, daß an der Blattanlage — wie die Flächenansicht Fig. 1287 *F* zeigt, an der Faltung der Blattfläche sich der Rand der Blattanlage nicht beteiligt. Das ist auch bei den Fiederpalmen so. Es tritt auch hier nicht, wie H. v. MOHL u. a. annahmen, eine Spaltenbildung im Gewebe[2]) des jungen Blattes, sondern eine Faltung ein (Fig. 1287 *A*). Bei Phoenix aber erfolgt eine Verwachsung der oberen Faltungskanten zu einer Haut, die sich später ablöst und abstirbt (Fig. 1286). Es schließen sich also auch die Palmblätter in ihrer Entwicklung an die der übrigen Monokotylen an[3]).

Obwohl die Nervatur erst später besprochen wird, mag doch hier schon hervorgehoben werden, daß das „Problem" für eine große Blattfläche feste Rippen zu schaffen auf verschiedene Weise gelöst wird. Es kann sich, wie bei den Fiederpalmen, Eine starke Mittelrippe ausbilden. Oder es treten wie bei Cycl. bipartitus deren zwei auf (Fig. 1288 *C*), deren Spannung die ursprünglich einheitliche Blattfläche später eben zerreißt oder es kombiniert sich eine Mittelrippe mit zwei starken Seitenrippen wie bei der in Fig. 1288 *D* abgebildeten Carludovica.

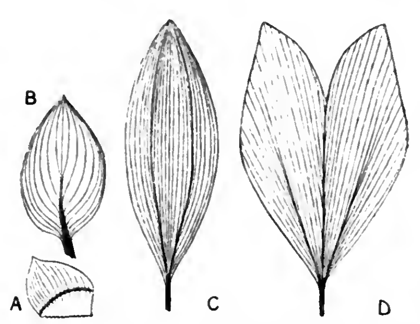


Fig. 1288. Schema für die Berippung einiger monokotyler Blätter. *B* junges Blatt von Funkia ovata mit „beginnender" Bildung einer Mittelrippe. *C* Cyclanthus bipartitus mit zwei starken Rippen, *D* Carludovica Goebelii, eine Mittelrippe und zwei starke Seitenrippen (nach HIRMER).

Die unifazialen Blätter der Monokotylen sind schon im allgemeinem Teile (p. 278 ff.) besprochen worden, es ist deshalb nicht notwendig, aufs neue darauf einzugehen.

§ 18. Blattbildung bei den Dikotylen.

Bei den Dikotylen beruht die Entstehung der Gliederung des Blattes stets auf einer Verzweigung der Blattanlage, und zwar geht diese aus von den Rändern der Blattanlage, die aber oft nach oben eingebogen sind, so daß es aussieht, als ob die Anlagen der Seitenglieder auf der Oberseite entstünden. Die Anlegung geschieht nach folgenden Haupttypen:

1. Verhältnismäßig selten tritt eine Teilung des Blattvegetationspunktes (wie sie bei Farnen usw. stattfindet) auf, so bei einigen Utricularia-Arten[4]), Certophyllum demersum[5]) und offenbar auch Drosera binata und Dr. pedata mit gabelig verzweigten Blättern. Diese Verzweigungsart ist nur möglich bei Blättern mit länger andauerndem Spitzenwachstum.

2. Die seitliche Verzweigung läßt folgende Typen erkennen:

[1]) M. HIRMER, Beitr. zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Blätter einiger Palmen und Cyclantheen. Flora 113 (1919), p. 178.

[2]) Dieser Irrtum rührte daher, daß die Faltenbildung sehr früh und sehr dicht gedrängt auftritt.

[3]) Wie der Verf. schon 1883 hervorhob (vgl. Entw.-Gesch. p. 227), doch lag ihm damals nur wenig Untersuchungsmaterial vor.

[4]) GOEBEL, Morphol. und biolog. Studien. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg Vol. IX und a. a. O.

[5]) MASSART a. a. O.

a) Akropetale Entwicklung: alle Ausgliederungen des Blattes entstehen in gegen den Scheitel fortschreitender Reihenfolge. So bei Umbelliferen, Papilionaceen, Mimoseen, Caesalpinieen, Sambucus Ebulus u. a. Die Blattspitze selbst geht früh schon in den Dauerzustand über. Unter ihr bleibt eine Zone embryonal, an der in akropetaler Reihenfolge die Seitenteile auftreten, weshalb SONNTAG sie zum „interkalaren" Typus rechnet. Indes lassen sich die einzelnen Typen ohnedies nicht scharf voneinander abgrenzen.

b) Basipetale Entwicklung, die jüngsten Blattausgliederungen sind die untersten (Myriophyllum, Hottonia, Rosa, alle „gefingerten" Blätter, Potentilla anserina, Helleborus foetidus, von gefiederten z. B. Sambucus nigra.

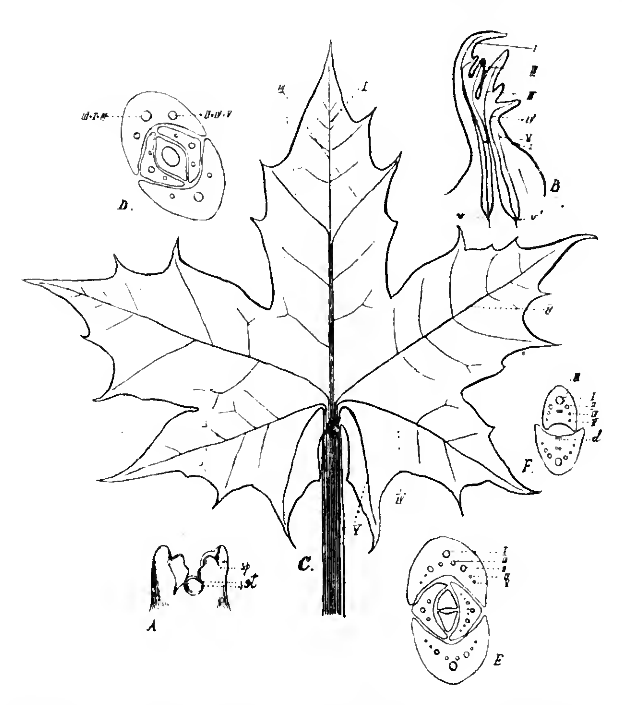


Fig. 1289. Acer platanoides, nach DEINEGA. *A* Außenansicht einer Knospe mit zwei jungen Blättern, *sp* Blattspreite, an der fünf Segmente angelegt sind. *B* Älteres Blatt von der Seite, der Verlauf der Leitbündel eingezeichnet. *C* Schema des Leitbündelverlaufs im ausgewachsenen Blatte. *D* Querschnitt durch den basalen Teil einer Knospe (jedes Blatt erhält drei Gefäßbündel). *E* Höher geführter Schnitt. *F* Querschnitt durch den Blattstiel.

c) Divergent: Die Verzweigung geht von einer Stelle der Blattanlage aus nach oben und nach unten, Achillea Millefolium, die Blattzähne der Ulmusblätter u. a. Da bei nahe verwandten Pflanzen die Entwicklungsfolge z. B. der Fiederblättchen bald akropetal, basipetal ist, so ist diesen Differenzen nicht viel Gewicht beizulegen.

Man hat auch bei Dikotylen teilweise einen sympodialen Aufbau des Blattes angenommen, wie er oben für einige Aroideen angegeben wurde. Meist handelt es sich dabei um „handförmig" geteilte Blätter, mit basipetaler Anlage der Blattlappen. Bei dem in Fig. 1289 *C* abgebildeten Blatte von Acer platanoides z. B. sind 5 Hauptzipfel vorhanden, ein mittlerer und zwei seitliche. Wie Fig. 1289 *A* zeigt, entstehen die Zipfel in basipetaler Reihenfolge. Man kann den Vorgang aber auch so auffassen, daß nur zwei seitliche Zipfel vorhanden sind, aus denen dann die beiden unteren als Glieder zweiter Ordnung hervorsprossen [1]). Entwicklungsgeschichtlich ist hier schwer zu unterscheiden ob sie direkt aus der Blattanlage (also als Glieder erster Ordnung) entstehen oder nicht. Daß Blattzipfel sich nur auf ihrer Außenseite ver-

[1]) Dafür könnte man den Gefäßbündelverlauf anführen; es treten in das Blatt 3 Hauptnerven, in den mittleren und die beiden oberen Zipfel ein. Die Gefäßbündel *IV* und *V* vereinigen sich im Blattgrund mit *II* zu einem Strang, man kann danach vermuten, daß auch die betreffenden Blattzipfel zusammen gehören.

zweigen, kommt häufig vor. Man denke sich z. B. in Fig. 270 das Chelidoniumblatt unterhalb der oberen Fiedern abgeschnitten, so würde ein 5zipfliges Blatt übrig bleiben, dessen beide untere Lappen aber Aussprossungen der seitlichen sind. Indes sehe ich nicht recht ein, warum man ein derartiges Blatt ein cymöses nennen soll. Die einzelnen Glieder des Blattes sind ja gar nicht voneinander gesondert und der Begriff „cymöse Verzweigung" ist deshalb nicht eigentlich anwendbar. Die ganze Fragestellung kann von Bedeutung sein, wenn es sich um die Ableitung der Blattformen innerhalb eines Verwandtschaftskreises handelt, für die allgemeine Organographie scheint sie mir von wenig Gewicht. Jedenfalls aber geht PRANTL viel zu weit, wenn er [1]) auch bei Achillea Millefolium annimmt, man könne die basipetal entstehenden Segmente als „auseinander hervorsprossend", das Blatt also in seinem unteren Teil als ein cymöses betrachten. Hier zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß die basipetal entstehenden Fiedern aus einer Randzone hervorsprossen, die meristematisch bleibt, während im inneren Teil des Blattes, wie das Auftreten von Intercellularräumen zuerst erkennen läßt, schon die Gewebegliederung begonnen hat. Die Fiedern sind wie sonst Aussprossungen des (nach oben etwas eingebogenen) Blattrandes, ich habe kein Anzeichen finden können, das auf eine genetische Beziehung derselben untereinander hindeuten würde.

An eine solche könnte man auch denken bei den Pflanzen, welche „unterbrochen gefiederte" Blätter haben, d. h. solche, bei denen abwechselnd Fiederblättchen sehr verschiedener Größe vorkommen. Bekannte Beispiele dafür finden sich unter den Solaneen (Sol. tuberosum), Rosaceen (Spiraea Filipendula, Geum-Arten, Potentilla anserina u. a. [2]). Es wurde p. 272 darauf hingewiesen, daß die klein bleibenden Fiederblättchen die Zwischenräume zwischen den größeren ausfüllen und daß Analoges auch bei Algen vorkomme. Hier ist nur die Entstehung dieser kleinen Fiederblättchen zu erwähnen. Man könnte sie als Seitenfiedern der Fiedern erster Ordnung, welche auf die Blattspindel verschoben wären, auffassen. Allein die Entwicklungsgeschichte, soweit sie bekannt ist, spricht dafür, sie als selbständige Bildungen zu betrachten. Ihre Anlegung erfolgt später als die der größeren, und auch dafür haben wir in der früher zitierten Alge Euptilota Harveyi (Fig. 213) einen interessanten Parallelfall. Wie man sich leicht überzeugen kann, entstehen auch bei dieser die größeren Fiedern früher als die kleineren ihnen gegenüberstehenden. Ich betrachte die kleinen Fiedern als (vielleicht durch Korrelation) rückgebildete Fiedern erster Ordnung, nicht aber als eingeschobene Neubildungen (was man annehmen könnte). Für diese Auffassung [3]) spricht, wie mir scheint, auch die Tatsache, daß diese Zwischenfiedern bei schwächlich entwickelten Blättern, z. B. bei Solanum tuberosum ganz fehlen können.

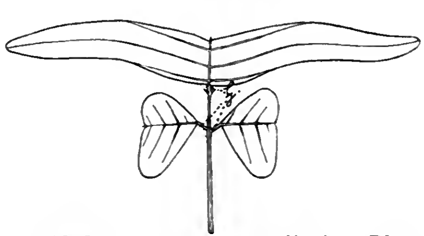


Fig. 1290. Lourea vespertilionis. Blatt, das unterhalb der fledermausflügelförmigen Blattspreite noch zwei Seitenfiedern entwickelt hat. Jedes der letzteren hat je ein Gelenk (*G*), der obere Teil des Blattes besitzt Eines.

Nicht immer läßt sich mit Sicherheit sagen, ob man es an einem Blatte mit Fiederbildung oder mit einer seitlich ausgezogenen Blattspreite zu tun hat. So z. B. bei Lourea vespertilionis (Fig. 1290). Gewöhnlich

[1]) a. a. O. p. 280.
[2]) Auch Reseda alba nach SONNTAG a. a. O., p. 247.
[3]) Es wird allerdings nochmals zu prüfen sein, ob in Fällen, wie Spiraea Filipendula nicht die zuerst erwähnte, bisher, wie es scheint, nicht ins Auge gefaßte Auffassung berechtigt ist. Eine Zeichnung von MASSART (a. a. O., Pl. II, Fig. 33) würde dafür sprechen; es könnten übrigens auch beide Fälle vorkommen.

hat das Blatt nicht die beiden in Fig. 1287 vorhandenen unteren Seitenfiedern, sondern nur den beiderseits wie ein Fledermausflügel ausgezogenen Endteil. Dieser besitzt (bei *G*) Ein Gelenk, während bie Fiedern jede ein solches für sich haben. Aus diesem Grunde möchte ich den Endteil des Blattes eben nur als stark ausgezogene Blattspreite betrachten, nicht als aus zwei Fiedern gebildet. Die Blattform erinnert an die, welche die Kotyledonen von Kigelia africana und Argyreia aufweisen (vgl. Fig. 100 *I*, *II*).

Eine ähnliche merkwürdige Blattgestaltung weist Büttneria anatomica auf (Fig. 1291 *A*). Es fehlt hier gewissermaßen der Endteil des Blattes, während die Seitenteile stark ausgezogen sind. Der Unterschied gegenüber der Fiederbildung ist natürlich kein tiefgreifender. Er besteht wesentlich nur darin, daß die ausgewachsenen Seitenteile mit der Blattfläche in Verbindung bleiben. Wenn man z. B. das ähnliche Verhalten mancher Bauhinia-Arten [1]) als durch „Verwachsung (oder Verschmelzung) zweier Blattfiedern" bedingt bezeichnet hat (namentlich wohl deshalb, weil bei anderen Arten derselben Gattung tatsächlich zwei getrennte Fiedern vorkommen), so ist damit über die Art des Zustandekommens noch nichts weiter ausgesagt, sondern nur betont, daß die Fiederbildung als das ursprünglichere Verhalten betrachtet wird. Das ist ganz gut möglich, aber beweist natürlich in keiner Weise, daß eine „Verschmelzung" im ontogenetischen Sinne vorliegt.

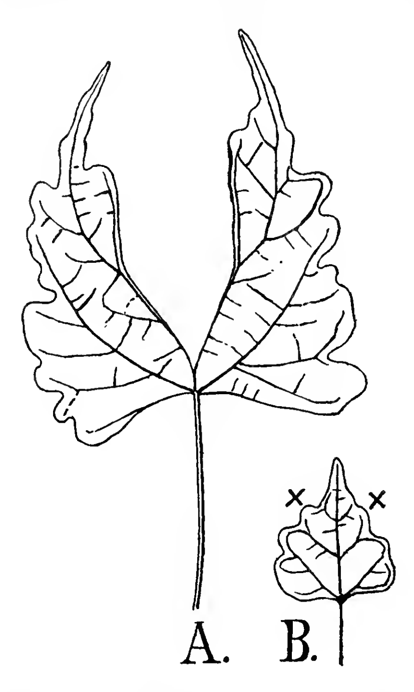


Fig. 1291. Büttneria anatomica. *A* gewöhnliches, in der Mitte stark ausgerandetes Blatt. *B* „Ganzes" Blatt aus der Blütenregion. Bei *A* fällt von ×× ab die Blattspreite aus.

Nach unserer Auffassung handelt es sich nicht um eine Verschmelzung, sondern — was etwas anderes ist — um eine Nichttrennung der seitlichen Teile der Blattspreite. Es kommt auch bei gegliederten Blättern häufig vor, daß einzelne (namentlich obere) Fiedern sich von der Blattspreite nicht abgliedern. Auch hier aber handelt es sich natürlich nicht um eine „Verschmelzung".

Hier sei noch besonders darauf hingewiesen, daß durch verhältnismäßig geringe Verschiedenheiten in der Verteilung des Wachstums aus einer und derselben Blattanlage äußerlich recht verschiedene Blattformen hervorgehen können. Nehmen wir z. B. an, eine Blattanlage bilde auf jeder Seite fünf seitliche Anlagen, so geht daraus ein Blatt mit 5 Randkerben hervor, wenn die Lamina selbst stark, die seitlichen Anlagen wenig wachsen; das Blatt wird ein gefiedertes werden, wenn die Laminateile zwischen den Anlagen stark in die Länge, wenig in die Breite wachsen [2]), ebenso die Basis jeder „Anlage", ein

[1]) Vgl. Rob. E. Fries, Zur Kenntnis der Blattmorphologie der Bauhinien und verwandten Gattungen. Arkiv for Botanik, Band 6, Upsala u. Stockholm 1909.

[2]) Davon kann man sich auch leicht durch die Übergangsformen zwischen gekerbten und gefiederten (resp. fiederschnittigen) Blättern überzeugen, wie sie z. B. bei Scabiosa Columbaria vorkommen (Fig. 1302).

gefingertes, wenn die Laminateile zwischen den Anlagen kaum mehr wachsen. Daß in der Tat gefiederte und gefingerte Blätter nur unwesentlich voneinander unterschieden sind, sehen wir u. a. bei Aesculus Hippocastanum, der gewöhnlich gefingerte, gelegentlich aber gefiederte hat.

Ein besonders eigentümliches Aussehen gewinnen gegliederte Blätter, welche stiellos und sehr tief geteilt sind, die einzelnen Blattzipfel nehmen dann das Aussehen selbständiger Blätter an und sind teilweise auch als solche beschrieben worden. Da diese Fälle auch in biologischer Beziehung von Interesse sind, so seien zwei Beispiele dafür angeführt.

Alchemilla nivalis ist eine Pflanze der hohen Anden. Scheinbar besitzt sie wirtelig gestellte, unten zu einer Scheide verwachsene Blätter. In Wirklichkeit stehen, wie man schon aus der Tatsache, daß die Blätter der Scheinwirtel nicht alternieren (Fig. 1292, *2*), schließen kann, die Blätter einzeln.

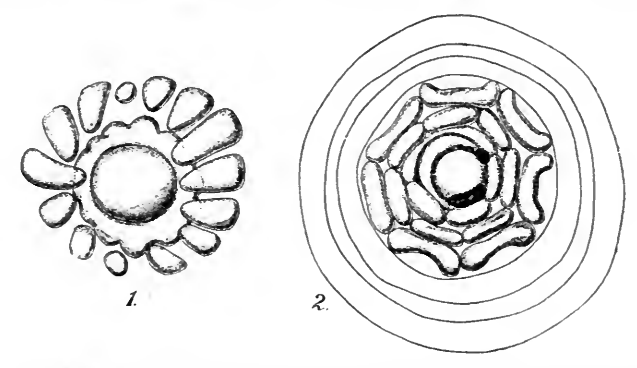


Fig. 1292. Sproßscheitel *1* von Limnophila heterophylla, *2* von Alchemilla nivalis von oben, vergr. In der Mitte der Vegetationspunkt, an dem oben links eine junge Blattlage entstanden ist. Die älteren Blätter in Teilblättchen tief geteilt, bei den beiden äußersten ist der ringförmige Scheidenteil getroffen.

Die Blattanlagen werden zunächst einseitig am Vegetationspunkt angelegt, umfassen ihn aber bald ringförmig. Der Ringwall selbst aber tritt ganz zurück gegen die in absteigender Reihenfolge aus ihm hervorsprossenden Blattzipfel, welche alle annähernd gleiche Größe erreichen und deshalb Blattwirtel vortäuschen.

Wie ich früher hervorhob [1]), sind die Laubblätter dieser Alchemilla-Art offenbar auf ganz dieselbe Weise zustande gekommen, wie die Hochblätter anderer Alchemilla-Arten, welche gestielte Blätter mit gewöhnlich geformter Blattspreite haben. Der Stiel ist unausgebildet geblieben, die Scheide stark entwickelt, sie greift ganz um den Vegetationspunkt herum. Wir können als biologische Bedeutung dieser Blattbildung annehmen, daß die jugendlichen Sproßteile durch die ineinandergeschachtelten Blattscheiden geschützt sind und die kleinen Teilblättchen dem (physiologisch) xerophilen Standort entsprechen. Das zweite Beispiel, Limnophila heterophylla ist eine Sumpfpflanze, deren untergetaucht wachsende Sproßteile scheinbar wirtelig stehende Blätter tragen (Fig. 1293), während die über das Wasser tretenden Sproßenden zweizählige gekreuzte Wirtel tragen. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung (Fig. 1292, *1*) zeigt, daß auch die Wasserblätter in zweizähligen, bald untereinander zu einem Ringwall vereinigten Wirteln auftreten. Jedes Blatt bildet in absteigender Reihenfolge zahlreiche Blattzipfel (die ihrerseits sich wieder

[1]) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 33 ff. und die dort gegebenen Abbildungen von Alchemilla.

verzweigen). Nach oben hin am Sprosse wird zunächst der Mittelzipfel größer als die seitlichen, deren Bildung schließlich ganz unterbleibt, oder nur durch randständige Blattzähne angedeutet wird. Es zeigt dies Beispiel sehr auffallend, daß die Randzähne und Fiederblättchen einander homolog sind, und daß aus einer und derselben Blattanlage bald ein „einfaches Blatt“ (mit starkem Flächenwachstum), bald ein gegliedertes mit geringem Flächenwachstum hervorgehen kann.

Es sind also verhältnismäßig geringfügige Wachstumsunterschiede, welche bedingen, daß aus Einer Blattanlage recht verschieden erscheinende Blattformen hervorgehen können.

§ 19. **Beziehungen zwischen Nervatur und Blattwachstum** [1]).

Wenn wir die Anordnung der „Nerven“ in den Blättern der Angiospermen ins Auge fassen, so ist zunächst zu betonen — was vielfach übersehen worden ist [2]) —, daß wir zwischen „Nerven“ und Leitbündeln zu unterscheiden haben. Die dickeren „Nerven“ enthalten, wie wir für Acer p. 1326 sahen, meist eine Mehrzahl von Leitbündeln, und es wäre ganz oberflächlich, etwa den „Mittelnerv“ eines Musablattes, der eine große Anzahl von Leitbündeln enthält, mit dem aus einem einzigen Leitbündel bestehenden mancher kleinen Dikotylenblätter gleichzusetzen — nur weil sie beide in der Mittellinie des Blattes verlaufen und von ihnen aus „Seitennerven“ in die Blattfläche abgehen. Wie bei den Farnen hat die Untersuchung der Nervatur vielmehr von den einzelnen Leitbündeln auszugehen.

Die Fragen, um die es sich dabei handelt, sind einerseits die nach der Funktion der Nervatur, andererseits die nach ihrem Zustandekommen.

Daß die Funktion der Blattnerven eine doppelte, einerseits eine mechanische andererseits eine ernährungsphysiologische ist, ist bekannt genug. Dagegen ist es bisher nicht gelungen, die zahllosen Verschiedenheiten in der Anordnung der

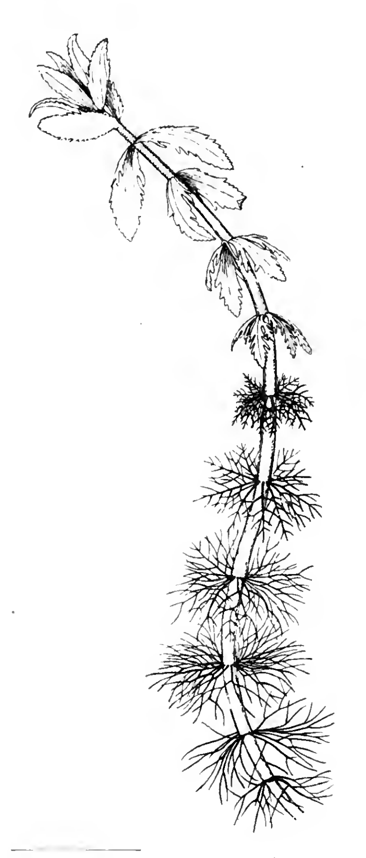


Fig. 1293. Limnophila heterophylla (Ceylon 1898) (1/2 Naturgr.). Wasserblätter, Luftblätter und Übergang zwischen beiden.

---

[1]) Vgl. Deinega a. a. O. (Flora 1898). Da teilweise von der Darstellung in der 1. Aufl. gesagt wurde, sie sei „nach Deinega“, so darf vielleicht erwähnt werden, daß die genannte Abhandlung die Fortführung einer vom Verf. begonnenen und dessen Fragestellung ausführende war.

[2]) So sagt z. B. Ettingshausen, der eine Menge von schönen Abbildungen über Blattnervatur veröffentlicht hat, „die in den Blattgebilden der Pflanzen sich ausbreitenden Gefäßbündel nennt man Rippen, Adern oder gewöhnlich Nerven“ (C. v. Ettingshausen, Die Blattskelette der Dikotyledonen mit 95 Tafeln, Wien 1861, p. XIII. Auch die neueren Lehrbücher unterscheiden nicht zwischen „Nerven“ und Gefäßbündeln.

Blattnerven als funktionell bedingte zu erkennen. Wir sehen vielmehr auch hier, daß die verschiedenen Formen ihre „Aufgabe“ auf verschiedene Weise lösen können. Damit steht im Zusammenhang, daß die Nervatur vielfach eine für bestimmte Verwandtschaftskreise eigenartige ist, ohne daß etwa andere Lebensbedingungen in Betracht kommen.

Wenn wir zunächst nur den Verlauf der stärker hervortretenden Nerven berücksichtigen, so fällt auf, daß zwischen den Monokotylen-Blättern mit streifiger Nervatur und den Dikotylen mit „Netznervatur“ Unterschiede bestehen, die indes keineswegs durchgreifende sind. Einerseits giebt es unter den Monokotylen nicht wenige (namentlich unter den Aroideen), welche „dikotyle“ Nervatur haben, andererseits unter den Dikotylenlaubblättern auch solche mit monokotyler Nervatur (Eryngium-Arten mit monokotylenähnlichen Blättern[1]), Plantago media u. a.).

Namentlich aber finden sich, was gewöhnlich zu wenig beachtet wird, bei einer und derselben Pflanze Unterschiede in der Nervatur der verschiedenen Blattformen. Die Nervatur der Hochblätter, Kelchblätter, der Blumenblätter usw. ist, wo diese Blattformen von den Laubblättern beträchtlich abweichen, eine andere als die der letzteren. Das legt die Frage nach den Beziehungen zwischen Blattgestaltung und Verlauf der Blattnerven ohne weiteres nahe.

Die Untersuchungen über Blattnervatur sind meist nur mit Berücksichtigung der Verhältnisse im fertigen Blatte gemacht worden, wo die ursprüngliche Anordnung der Leitbündel vielfach nicht mehr recht kenntlich ist, da Auszweigungen, Anastomosen, Bildung von starken Mittelrippen usw. die ursprüngliche Anordnung verdecken. Außerdem ist mit einfachen Schlagworten, wie „streifige“ und „netzartige“ Nervatur nicht auszukommen. Es handelt sich darum, wie in einem größeren Verwandtschaftkreise Blattnervatur und Blattwachstum zusammenhängen. Dies sei zunächst am Beispiel einiger Monokotylen gezeigt, bei denen sich nachweisen läßt, daß die scheinbar großen Verschiedenheiten, welche die Blattnervatur darbietet, doch nur Modifikationen eines „Typus“ sind, ähnlich wie wir fast alle monokotyle Blüten auf einen „Typus“ zurückführen können.

a) Typische, monokotyle Nervatur entsteht, wenn eine Blattanlage, dem Stamm mit breiter Basis aufsitzend, in allen Teilen (aber zu verschiedenen Zeiten!) annähernd gleichmäßig in die Länge und Quere wächst und eine Ausgliederung am Rande der Blattanlage unterbleibt oder doch nur wenig hervortritt. Die in das Blatt eintretenden Leitbündel (von denen das mediane sich zunächst ausbildet) durchziehen das Blatt dann der Länge nach annähernd gleichmäßig von der Basis gegen die Spitze hin. Diesen Typus finden wir z. B. bei den Gräsern, unter den Dikotylen bei den Eryngien mit monokotylenähnlichen Blättern und, mit wenig starken Abweichungen, auch bei manchen Hochblättern. Die Blattnerven treten in allen diesen Fällen nicht oder wenig über die Blattfläche hervor. Nur eine kleine Modifikation ist es, wenn der obere Teil der Blattanlage sich durch stärkeres Breitenwachstum zur Blattfläche ausbildet, die, vom Blattstiel nicht sehr verschieden, einen stärker bogigen Verlauf der Nerven aufweist.

So bei Eichhornia crassipes (Fig. 1294). Im Stiel, d. h. dem Teil der Blattspreite, der nur wenig in die Breite wächst, behalten die Leitbündel ihre parallele Anordnung, im Spreitenteil werden sie stark bogig.

---

[1]) Vgl. § 21. Diese Blätter zeigen wie ein Blatt mit „monokotyler“ Nervatur sich von einem gewöhnlichen Dikokotylenblatte ableiten kann. Denn daß das innerhalb der Gattnng Eryngium erfolgt ist, ist unzweifelhaft. Ebenso daß das Blatt von E. pandanifolium (abgesehen von der Blattscheide) einer in ihrer Nervatur veränderten Blattspreite entspricht, während ein Blattstiel nicht zur Entwicklung gelangte.

Ähnlich ist es bei den späteren Primärblättern von Sagittaria u. a. Derartig konstruierte Spreiten können ohne bedeutenden Aufwand von Baumaterial (zu ihrer Festigung) oder besondere Einrichtungen (wie die für Palmen, Cyclantheen, Curculigo u. a. oben erwähnte Faltenbildung) eine bedeutende Flächenentwicklung nicht erreichen. Wir sehen sie bei Pflanzen, die späterhin größere oder besonderen Aufgaben angepaßte Blätter hervorbringen, auf die verhältnismäßig klein bleibenden Primärblätter beschränkt, wofür die Keimung von Phoenix (Fig. 1285) und anderen Palmen ein lehrreiches Beispiel liefert.

Hier sei auf andere Monokotylen hingewiesen, bei denen wir finden, daß die Vergrößerung der Blattfläche ermöglicht wird [1]) durch die Ausbildung eines dicken, mittleren von einer Anzahl von Leitbündeln durchzogenen Teiles, an dem die dünnen Seitenteile gewissermaßen aufgehängt sind. Es ist von Interesse zu sehen, in wie verschiedenen Abstufungen dies auftritt, bis wir endlich zu Blättern gelangen, die, wie die Musa-Arten, eine mehrere Meter lange Blattfläche haben, die an einer dicken „Mittelrippe" befestigt ist. Diese Form ist aber nur das Endglied eines Wachstumsvorganges, den wir in seinen Anfängen, z. B. bei Funkia ovata sehen (Fig. 1295). Eine Blattlamina von annähernd eiförmigem Umriß geht in einen rinnenförmigen Blattstiel, d. h. den Teil der Blattanlage, der sich nur wenig verbreitert hat, über. Der Blattstiel ist aber, was den Gefäßbündelverlauf betrifft, wenig von der Spreite verschieden, die Bündel sind in einer Reihe in ihm angeordnet.

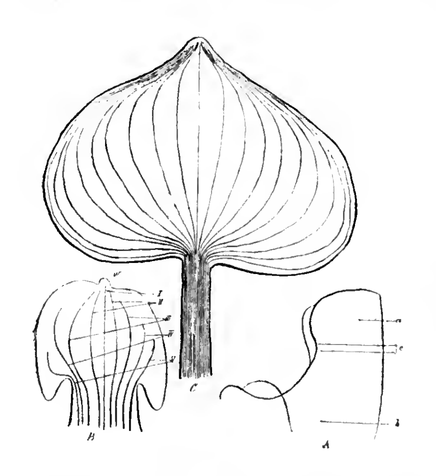


Fig. 1294. Eichhornia crassipes (nach DEINEGA). *A* junges Blatt, *a* Blattspreite, *b* Blattgrund, *c* Zone, aus welcher sich später der Blattstiel entwickeln wird. *B* oberer Teil eines älteren Blattes, *C* Schema des Bündelverlaufes im ausgebildeten Blatt.

Im unteren Teil der Blattspreite sehen wir schon die Andeutung eines „Mittelnerven". Die Bündel erscheinen hier gehäuft, indem sie zunächst parallel verlaufen und dann erst in die Blattfläche einbiegen, zugleich ist hier die Blattfläche dicker als oben und an den Seiten. Nehmen wir an, die Gefäßbündel seien ursprünglich in der Blattanlage alle annähernd parallel angeordnet und das Breitenwachstum des Blattes schreite von oben nach unten fort, erfolge anfangs annähernd gleichmäßig, dann hauptsächlich an den Rändern, weil in dem unteren Teile sich zunächst die dickere mittlere Partie aufbaut, so müssen oben die Gefäßbündel den in Fig. 1295 *B* schematisch angedeuteten Verlauf nehmen. Die erst angelegten Bündel haben den gewöhnlichen Verlauf, je weiter nach unten, desto mehr Bündel waren schon im mittleren Blattteile, ehe das Breitenwachstum begann, das sie zum Ausbiegen in die jüngeren Blatteile ver-

[1]) Ich gebrauche absichtlich diesen Ausdruck. Ich führe die Tatsache, daß wir z. B. bei Aroideen große Blattflächen finden, nicht darauf zurück, daß sie die weiterhin zu schildernde „Nervatur" haben, sondern sage: diese Nervatur ermöglicht die Erreichung einer bedeutenderen Blattgröße, wir können sie aber auch bei kleinen Blättern finden, bedingt durch innere Eigenschaften der Familie, die für die Entwicklung großer Blattflächen die Entwicklungsmöglichkeit liefert.

anlaßt. Es entspricht dieses Auftreten eines „Mittelnerven“ an der Blattbasis (der aber nur durch stärkere Zusammendrängung der Leitbündel entsteht) einerseits, dem „interkalaren“ Wachstum des Blattes, andererseits der stärkeren mechanischen Inanspruchnahme der Blattbasis.

Wesentlich ähnliche Verhältnisse finden wir bei Aroideen. Dies zeigt das Schema von Xanthosoma (Fig. 1296), nur haben wir hier eine viel stärkere, von zahlreichen Bündeln durchzogene, nach oben hin aber verschwindende „Mittelrippe“. Auch hier gehen die ältesten, d. h. am frühesten differenzierten Bündel am weitesten nach oben, aus der Mittelrippe biegen die Bündel in die Blattfläche aus, entsprechend der Tatsache, daß diese gewissermaßen als Flügel beiderseits aus dem dickeren Mittelteile herauswächst. Dies Wachstum erfolgt aber auch hier früher oben als unten, und damit steht der Bündelverlauf im Zusammenhang. Im Blattstiel sehen wir hier die Bündel nicht in einer Reihe angeordnet wie bei den Mono-

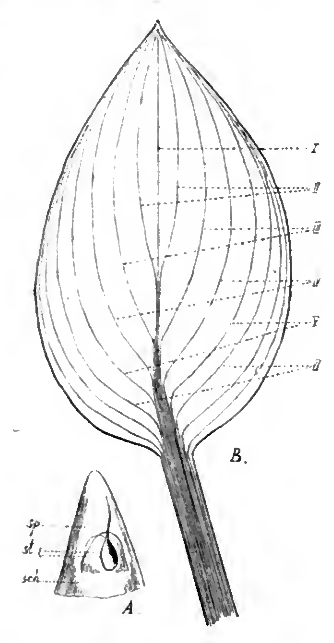


Fig. 1295. Funkia ovata (nach Deinega.) *A* Blattanlage, welche den Vegetationspunkt umschließt, differenziert in Blattgrund (*sch*) und Spreitenanlage (*sp*), der Blattstiel geht später aus der Zone *st* hervor. *B* Schema des Bündelverlaufes im ausgebildeten Blatte.

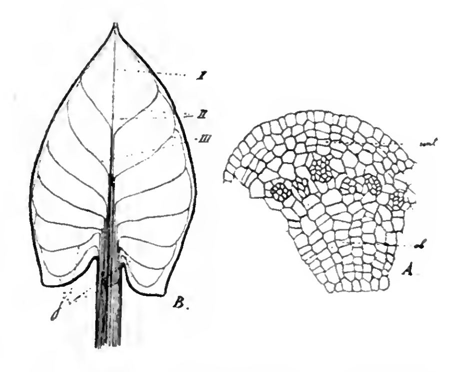


Fig. 1296. (Nach Deinega.) Xanthosoma (Aroidee). *A* Querschnitt durch den Blattstiel (die obere Seite *ob* nach unten gekehrt), welche das „sekundäre Dickenwachstum“ des Blattstieles zeigt. *B* Schema des Gefäßbündelverlaufes, welches scheinbar von dem der Monokotylen abweicht; die jüngsten Gefäßbündel (*j*) biegen in den unteren Teil des Blattes aus.

kotylen, bei welchen er von der Spreite verhältnismäßig wenig scharf abgegliedert ist, sondern über den Querschnitt zerstreut. Dies beruht darauf, daß der Stiel sich mehr der Zylinderform nähert, wobei er ein nachträgliches Dickenwachstum des Grundgewebes erfährt (Fig. 1296 *A*). Nun ändert sich auch die Anordnung der Bündel, die jüngeren (die ihrer Entstehung entsprechend an den Seitenteilen der Blattscheide sich finden), wenden sich im Blattstiel nach oben, sie sind es, die in die unteren Teile der Blattfläche ausbiegen. Die Hochblätter der Aroideen (welche dem Scheidenteile von Laubblättern entsprechen) haben dagegen die gewöhnliche monokotyle Nervatur, hier tritt von vornherein (mit Ausnahme der Spitze) ein gleichmäßig verteiltes Wachstum ein wie bei einem Grasblatt.

Im Vorstehenden ist zweierlei nachzuweisen versucht. Erstens konnten wir morphologisch ein Aroideenblatt (und dasselbe gilt offenbar auch für

die Scitamineen, Musaceen, Cannaceen [1]) u. a.) mit einem Grasblatte, auch was den Gefäßbündelverlauf betrifft, in Beziehung bringen [2]) und zeigen, wie dieser mit dem Blattwachstum in Beziehung steht, zweitens sahen wir, wie die Organisation des Blattes, namentlich das Auftreten eines Mittelnerven mit der Blattgröße in Beziehung steht.

b) Was die Nervatur der Dikotylenblätter anbelangt, so zeigen schon die oben angeführten Beispiele, daß es eine spezifisch dikotyle Nervatur nicht gibt, vielmehr auch hier die Verteilung der Leitbündel im Blatte sich nach den Wachstumsverhältnissen richtet. Sie ist bei den Blättern von Acer platanoides (Fig. 1286) der handförmige (palmate) Verlauf der Blattnerven darauf zurückzuführen, daß das Blatt in

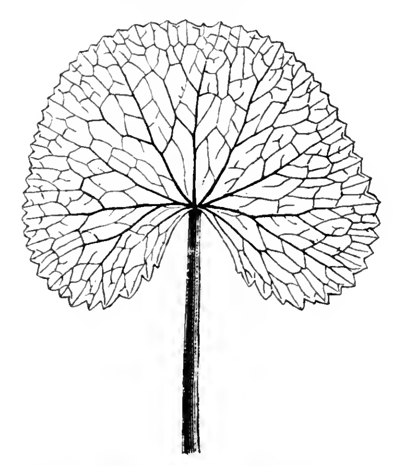


Fig. 1297. Caltha palustris-Blatt (1/2 natürliche Größe).

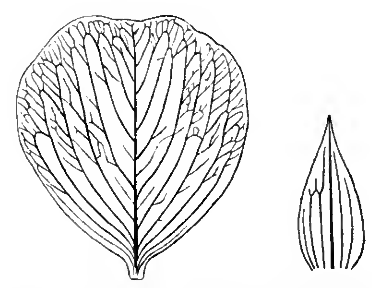


Fig. 1298. Jussiaea salicifolia, links Kronen-, rechts Kelchblatt, 1 1/2 mal vergrößert.

„basipetaler" Richtung sich entwickelt, wobei die einzelnen Blattlappen nicht auseinander geschoben werden, vielmehr das Blatt in allen seinen Teilen ziemlich gleichmäßig sich ausdehnt. Der Mittelnerv entsteht zuerst, dann die Nerven für die beiden oberen Blattlappen usw., schließlich strahlen die Hauptnerven scheinbar von einem Punkte aus (betreffs der Einzelheiten vgl. Deinega a. a. O.).

Damit sei die Entwicklung eines ungegliederten Blattes, desjenigen von Caltha palustris verglichen. Die Hauptnerven strahlen auch hier von der Basis der Blattlamina aus (Fig. 1297), am Blattrand befinden sich nur unbedeutende Einkerbungen. Diese entstehen verhältnismäßig viel später als die Lappen der Acerblätter. Der Nervenverlauf hängt damit zusammen, daß die Lamina, welche sich von dem dicken Blattstiel schon frühzeitig abhebt, sich ohne Bevorzugung einer bestimmten Wachstumsrichtung gleichmäßig in der Fläche entwickelt, wobei sie sich von den Seiten her einrollt. In Fig. 1369 ist das Blatt noch ganz embryonal, nur auf der Stelle, die der Basis der Lamina entspricht, fallen Intercellularräume auf. Seine Gestalt aber hat es im wesentlichen schon ganz erreicht. Die Nerven treten verhältnismäßig spät auf und strahlen, dem

[1]) Lehrreich ist das Verhalten von Canna indica. Die großen Laubblätter haben einen „Mittelnerv", die reduzierten, kleinen Spreiten der unteren Hochblätter (die oberen haben keine Spreite mehr) zeigen normal monokotyle Nervatur, wie sie bei den Laubblättern nur an der Spitze sich findet. Übrigens ist die Ausbildung der Spreite bei den genannten Hochblättern eine sehr schwankende, man findet solche, die etwa der Fig. 1295 *B* für Funkia entsprechen, andere, die ganz entwickelte Cannablattspreiten haben.

[2]) Was man dabei als das Primäre, was als das Abgeleitete ansehen soll, ist eine andere Frage!

annähernd gleichmäßigen Flächenwachstum [1]) entsprechend, von der Blattbasis aus. Hätte aus derselben Blattanlage ein ungeteiltes Blatt mit „fiedriger" Nervatur entstehen sollen, so würde sich die Blattanlage zunächst in die Länge gestreckt haben. Die mittlere Partie wäre stark hervorgetreten, die Blattfläche als seitlicher Auswuchs derselbeu erschienen. Demgemäß hätte sich ein Mittelnerv ausgebildet, von dem die Seitennerven ausgehen.

Selbstverständlich gibt es auch hier zwischen den Wachstumsformen und demgemäß der Nervenverteilung alle Übergänge.

Bei dem mit Caltha der Hauptsache nach übereinstimmenden Blatte von Asarum europaeum z. B. ist die Streckung eine ungleichmäßige, mehr basipetal vor sich gehende, und der mittlere Nerv tritt stärker hervor.

Lehrreich sind auch die Verhältnisse bei den Blattgebilden der Blüte. Fig. 1298 zeigt von Jussiaea salicifolia links ein Blumenblatt, rechts ein Kelchblatt. Letzteres zeigt monokotyle Nervatur. Es wurde von vornherein mit breiter Basis angelegt und streckte sich dann unter gleichmäßigem Flächenwachstum in die Länge. Das Blumenblatt entstand als viel schmalerer Höcker, der sich dann in der durch den Verlauf der Nerven angedeuteten Richtung verbreiterte.

Als Beispiel für ein gefiedertes Blatt sei Fraxinus genannt (Fig. 1299), die Fiedern werden in „akropetaler" Reihenfolge angelegt, es tritt in die mit breiter Basis aufsitzende Blattanlage eine größere Anzahl von Leitbündeln ein (Fig. 1299 *C*), die dem Wachstum der Fiedern entsprechend strahlig auseinander biegen.

Fig. 1299. Fraxinus excelsior (nach Deinega). *A* Blattspitze von außen: an den beiden rechts und links stehenden Blätter sind die Anlagen der Fliederblätter aufgetreten. *B* Querschnitt durch eine Knospe. *C* Junges Blatt mit seinen Leitbündeln. *D* Schematischer Leitbündelverlauf im ausgewachsenen Blatte.

Im Vorstehenden ist nur der Verlauf der Hauptnerven im Blatt berücksichtigt. Die Art, wie zwischen ihnen das Netzwerk feinerer Nerven zustande kommt, ist eine für die verschiedenen Pflanzenformen verschiedene. Einen Einblick in die dabei wirksamen Ursachen besitzen wir nicht — so wenig wie bei den Farnen. Es dürfte nur auf experimentellem Wege

[1]) Der Rand bleibt länger „meristisch" und bringt dann die Randzähne hervor und die Spitze des Blattes scheint in der Streckung usw. der Basis etwas vorauszueilen. indes soll auf diese Verhältnisse nicht eingegangen werden. Erwähnt sei, daß der Mittelnerv etwas stärker als die anderen entwickelt ist und auch der Anlage nach ihnen etwas vorauseilt. Eine „monokotyle" Nervatur tritt hier nicht ein wegen der frühzeitig eintretenden Anlegung eines massigen zylindrischen Blattstiels (vgl. Fig. 1369 links).

gelingen, hier weiter zu kommen. — Die Annahme von W. SCHUSTER [1]), daß die räumliche Anordnung der feineren Nervenauszweigungen nach dem „Prinzip der Bildung von Flächen kleinsten Umfangs" erfolge (wobei von einer möglichst geringen Nervenlänge die Blattfläche möglichst gleichmäßig durchzogen werde und so bei gegebener Nervenlänge die Leitung auf kürzestem Wege erfolge), halte ich nicht für zutreffend, wie namentlich die Betrachtung der Nervatur monokotyler Blätter (vgl. Thalia dealbata, Sagittaria platyphyllos, Fig. 1300 B) zeigt. Sein Satz, daß eine „eingreifende Veränderung der funktionellen Inanspruchnahme" Änderungen der Nervatur bedinge, ist ganz unerwiesen — die Anlegung des Adernetzes erfolgt ja — soweit sich das beurteilen läßt — noch v o r dessen funktioneller Inanspruchnahme. Man wird wohl nur sagen können, 1. daß die Veranlassung zur Bildung weiterer Blattnerven anscheinend von den

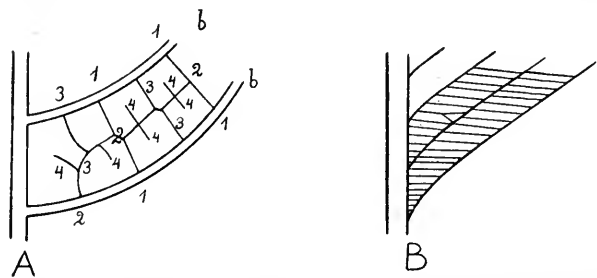


Fig. 1300. *A* Schema für das Zustandekommen der Nervatur an einem Dikotylenblatt. Vom Hauptnerven gehen zwei Seitennerven *b*, *b* ab. Die Zwischenräume zwischen diesen werden abgeteilt durch die Nerven, die nach ihrer zeitlichen Reihenfolge mit 1—4 bezeichnet sind. *B* Schema der Nervatur von Thalia dealbata. Die feinen Nerven sind durch das Wachstum in ihrem Ansatz verschoben.

schon vorhandenen ausgeht, die dadurch eine Parzellierung der Blattfläche veranlassen, 2. d a ß d i e s e N e r v e n s i c h a n d i e v o r h a n d e n e n u r s p r ü n g l i c h a n n ä h e r n d u n t e r e i n e m r e c h t e n W i n k e l a n s e t z e n, 3. d a ß i m a l l g e m e i n e n d i e v o n N e r v e n u m g r e n z t e n F l ä c h e n s t ü c k e d e s B l a t t e s a n n ä h e r n d g l e i c h g r o ß s i n d. Vielfach sind aber z. B. die den stärkeren inneren Nerven benachbarten größer als die am Rand befindlichen, vgl. z. B. Fig. 1301 — was ja funktionell leicht verständlich ist und auch mit der Wachstumsverteilung im Zusammenhang steht.

Wenn es ein von den stärkeren, älteren Nerven ausgehender Reiz ist, der das Auftreten von feineren Zwischennerven bedingt, so können wir auch die „freien" Nervenendigungen als unvollständig gebliebene Verbindungsnerven auffassen. Auch bei ihnen bestätigt sich unsere Regel, daß im allgemeinen eine Zweiteilung des freien Zwischenraumes in zwei annähernd gleiche Hälften angestrebt wird, ähnlich wie eine Mutterzelle sich in zwei annähernd gleiche Tochterzellen zu teilen pflegt, falls diese physiologisch gleichartig sind.

Das Schema Fig. 1300 A zeigt, wie nach dieser Auffassung die Nervatur zwischen zwei Fiedernerven zustande kommt.

Das tritt z. B. in der Nervenanordnung von Berberis dictyophylla (Fig. 1301) deutlich hervor. Man kann dabei auch sehen, daß die stärker entwickelten Blattzähne noch einen Gefäßbündelast bekommen, die schwächeren nicht, was deshalb hervorgehoben werden mag, weil man aus

[1]) WALTER SCHUSTER, Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. der D. bot. Gesellsch. Bd. XXVI (1908), p. 194 ff.

dem Mangel oder dem Vorhandensein von Leitbündeln in bestimmten Pflanzenorganen vielfach unhaltbare Schlüsse gezogen hat.

Die oben aufgestellte Ansicht, daß die „freien“ Nervenenden nichts anderes als unvollständig gebliebene Verbindungsnerven seien, wird durch die Abbildung deutlich bestätigt — manchmal ist ein Nervenast nur noch durch eine Anschwellung des Nerven, an dem er entspringen sollte, angedeutet.

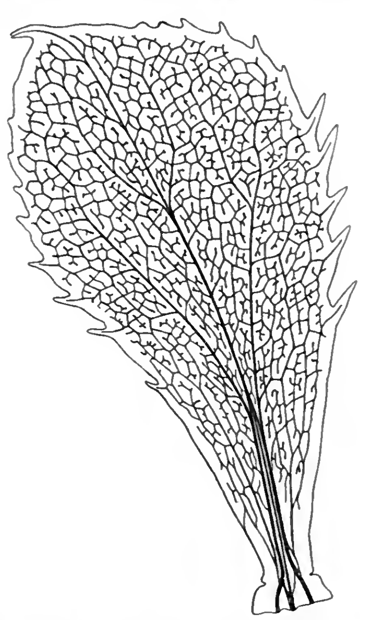


Fig. 1301. Berberis dictyophylla. Nervatur des Blattes (schwach vergr.).

Namentlich zeigt die Nervatur mancher Monokotylenblätter die Unhaltbarkeit des sog. „Prinzips der Bildung von Flächen kleinsten Umfangs“ [1]) (vgl. z. B. Fig. 1300 *B*.) Auch hier gilt vielmehr im allgemeinen der oben aufgestellte Satz, daß ein Seitennerv höherer Ordnung den von ihm durchzogenen Raum in annähernd gleich große Stücke teilt, die aber an verschiedenen Stellen des Blattes ungleich groß sein können. Im übrigen kann man ebensowenig wie für den Verlauf der dickeren Blattnerven auch für den der feineren einen durchgreifenden Monokotylentypus (Querverbindungen zwischen den derberen Nerven) und einen Dikotylentypus (Netzaderung mit freien Nervenenden) in den Maschen aufstellen. Wenn die Teilung ganz unterbleibt, entstehen natürlich größere, nervenfreie Flächenstücke, als wenn sie weiter fortgeführt wird.

§ 20. Beziehungen zwischen Blattgestaltung und Lebensverhältnissen.

Die Frage, ob die unendlich verschiedenen Formen der Blätter Anpassungserscheinungen darstellen, oder ob auch in diesem Fall die Mannigfaltigkeit der Formen größer ist, als die der Bedingungen, unter denen sie leben, kann nicht erörtert werden, ohne Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse und der Gesamtorganisation der einzelnen Pflanzen. Da anatomische Fragen hier ausscheiden und die Beziehungen der Blattgestalt zum ganzen Aufbau einer Pflanze meist noch ganz unerforscht sind, so kann es sich nur um eine ganz vorläufige Beantwortung der eben aufgeworfenen Frage handeln.

Daß bestimmte Blattformen in engen Beziehungen zu den Lebensbedingungen stehen, wurde schon früher hervorgehoben.

So z. B. für die unifazialen Blätter der Monokotylen, daß sie nur an Pflanzen, die offene, stark beleuchtete Standorte bewohnen, vorkommen. Ebensowenig finden wir z. B. bei Schattenpflanzen, Rollblätter oder Schuppenblätter, wie sie viele „Xerophyten“ besitzen. Bei hygrophilen Pflanzen ist das Vorkommen von Blattzähnen, die Wassertropfen absondern (die hier leicht abfallen), ebenso verständlich, wie das Vorkommen

[1]) W. Schuster meint in seiner Abhandlung „Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylenblattes“ (Ber. der D. bot. Gesellsch. 1910, p. 269 ff.): „Die Nervatur der Monokotylen ist in dieser Beziehung weniger zweckmäßig“ (a. a. O. p 273). Meiner Ansicht nach ist die Nervatur der betreffenden Monokotylen „zweckmäßig“, nicht aber das Schuster'sche „Prinzip“!

einer lang ausgezogenen „Träufelspitze“ bei den Blättern mancher Pflanzen des nassen Tropengebietes. Man wird auch geneigt sein, anzunehmen, daß eine in zahlreiche Zipfel „zerteilte“, leichter bewegliche Blattspreite mehr Wasserdampf abgibt und von Sturm, Regen usw. weniger leicht beschädigt wird, als eine dieselbe Gesamtfläche aufweisende ungeteilte. Aber wir finden solche reichgegliederten Blattflächen namentlich auch bei untergetaucht lebenden Wasserpflanzen, bei denen die vermehrte Oberflächenentwicklung natürlich nicht mit Transpirationsverhältnissen (ebensowenig — bei Pflanzen, die in stehenden Gewässern wachsen — mit mechanischer Inanspruchnahme) in Beziehung stehen kann.

Die auffallende Verschiedenheit, welche in der Blattgestaltung „amphibisch“ lebender Pflanzen oft hervortritt, je nachdem sie als Land- oder als Wasserpflanzen leben, wurde früher oft als Beweis für die unmittelbare Beeinflussung der Blattgestalt durch die Umgebung betrachtet. Die genauere Prüfung hat indes hier (wie auch bei der „Heterophyllie“ der Landpflanzen) ergeben, daß es sich — abgesehen von anatomischen und Wachstumsbeeinflussungen — nur um eine Verschiedenheit von Jugend- und Folgeform handelt, deren Auftreten an verschiedene Bedingungen geknüpft ist (vgl. p. 367). Wenn diese Verschiedenheit also auch nicht durch Außeneinflüsse bedingt ist, so können wir doch oft verstehen, inwiefern sie zu den Lebensverhältnissen der betreffenden Pflanzen in Beziehung steht.

Die angeführten Tatsachen zeigen ebenso wie die im Ergänzungsband zu diesem Buche erwähnten [1]), daß es sich auch dort, wo die Beziehungen zwischen Blattgestalt und Lebensverhältnissen deutlich hervortreten, nicht um schrittweise im „Kampf ums Dasein“ erworbene Anpassungen handelt, sondern um eine „Ausnützung“ von Eigenschaften der Pflanzen, die ohne Beziehung zu diesem Nutzen entstanden sind. Einige Beispiele von „Heterophyllie“ mögen zur Erläuterung angeführt werden.

1. Campanula rotundifolia und andere Campanulaceen. Von der genannten Art wurde (p. 407) angeführt, daß sie zweierlei, durch Übergangsformen miteinander verbundene Blattformen besitzt. Im basalen Teil der Pflanze finden sich gestielte, mit rundlich-nierenförmiger Spreite versehene Blätter, die Rundblätter, weiter oben die mit viel längerer, schmaler Blattspreite versehenen ungestielten (oder kurz gestielten) Langblätter. Der Mangel des Stieles ist insofern leicht verständlich, als diese Blätter an einer gestreckten Sproßachse stehen, die sie über die benachbarten Teile hinaushebt. Die Verschmälerung der Blattspreite macht sie wohl in ihrer mehr exponierten Lage gegen mechanische Schädigungen widerstandsfähiger. Es wurde a. a. O. gezeigt, daß die Rundblätter auf geringere Lichtintensität „gestimmt“ sind als die Langblätter. Damit hängt es vielleicht zusammen, daß solche Campanula-Arten, die an schattigen Standorten wachsen (im Gebüsch, an Waldrändern usw.) im oberen Sproßteil keine Langblätter haben, sondern solche, die sich von den unteren nur durch Stiellosigkeit und geringere Größe unterscheiden. So Camp. latifolia, C. Trachelium u. a. Andererseits finden wir die an sonnigen Felsen wachsenden Edrajanthus-Arten (z. B. E. Pumilio) n u r (auch im basalen Teil der Pflanze) mit Blättern versehen, welche der Langblattform von C. rotundifolia entsprechen.

2. Scabiosa Columbaria und Verwandte. Eine ähnliche Beziehung scheint bei manchen Dipsaceen zu herrschen. Scab. Columbaria zeigt eine auffallende Verschiedenheit der unteren und der oberen Blätter (Fig. 1302). Die unteren sind gestielt und mit einfacher, am Rande gekerbter Blattspreite versehen. Nach oben hin verschwindet der Stiel. Das Blatt wird zunächst an seiner

[1]) Goebel, Die Entfaltungsbewegungen usw.

Basis, dann auch nach oben hin fiederschnittig, und bei den oberen Blättern entwickeln sich auch an den einzelnen Fiedern Auszweigungen. Die Pflanze wächst an sonnigen Standorten, die basalen Blätter werden als „Kampfblätter“ gegen die Umgebung (die sie durch Lichtentziehung unterdrücken, etwa die dem Boden angedrückten Blätter von Plantago media) besser wirken als geteilte, für welche die oben angeführten Gesichtspunkte in Betracht kommen mögen. Aber abgesehen von diesen Erwägungen scheint es, daß die ungeteilten Blätter auf geringere Lichtintensität „gestimmt“ sind (wie die Rundblätter von C. rotundifolia) als die geteilten. Wenigstens finde ich, daß die Pflanze an schattigeren Standorten mehr ungeteilte Blätter hervorbringt als an sonnigen, und bei Knautia silvatica, die an schattigeren Standorten wächst, sind an meinem Wohnort alle Blätter ungeteilt. Von Knautia arvensis, deren obere Blätter fiederspaltig sind, gibt es eine „Varietät“ integrifolia, deren Blätter nicht fiederspaltig sind. Ob das eine erbliche oder eine Standortsform ist, ist mir nicht bekannt. Ebenso kommen bei der Sammelart Capsella bursa pastoris Formen mit ganzrandigen und solche mit fiederteiligen Blättern vor, ohne daß ein Zusammenhang dieser Blattverschiedenheit mit Standortsverhältnissen ersichtlich wäre. Auch hier wird aber das Auftreten höher gegliederter Blattformen (bei einer Pflanze, die mit einfach gestalteten Blättern beginnt) von andern Bedingungen als das der letzteren abhängig sein. Das tritt auch hervor bei Holzpflanzen mit periodisch unterbrochener Vegetation, und zwar in der Verschiedenheit der Blattformen an den verschiedenen Teilen eines Jahrestriebes.

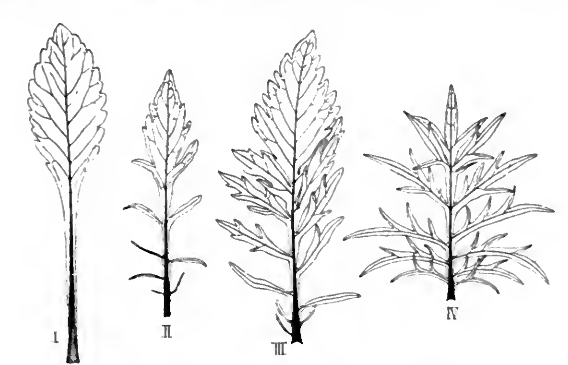


Fig. 1302. Scabiosa Columbaria. Blätter aus verschiedenen Regionen der Sproßachse. $^1/_3$ nat. Größe.

Die Tatsache, daß bei vielen Holzpflanzen die „Jahres“triebe mit Knospenschuppen abschließen, welche sich von den Laubblättern auffallend unterscheiden, ist nur ein besonders auffallendes Beispiel dafür, daß die Blattform in den einzelnen Teilen eines Jahrestriebes (auch abgesehen von Größenverschiedenheiten) nicht überall dieselbe ist. So treten z. B. bei Symphoricarpus in der Mitte der Jahrestriebe statt der sonst einfachen gegliederte Blätter auf. Ähnlich ist es bei Fraxinus anomala, die abweichend von anderen Fraxinus-Arten einfache Blätter besitzt. In der Mitte der Jahrestriebe fand ich solche mit 1—2 Fiederpaaren. Wenn man im letzteren Falle geneigt sein wird, darin einen Rückschlag zu der ursprünglichen (später durch Rückbildung vereinfachten) Blattform zu erblicken, so wird man doch solche phylogenetische Schlüsse als recht unsicher betrachten müssen. Kausal handelt es sich offenbar darum, daß die Baustoffverteilung in den verschiedenen Teilen des Jahrestriebes eine verschiedene ist. Es handelt sich also bei allen Fällen von Heterophyllie wesentlich um dieselben Beeinflussungen, nur daß sie im Verlauf der Entwicklung vielfach scheinbar „von selbst“ eintreten.

Daß die Blattform durch Ernährungsverhältnisse stark beeinflußbar ist, das zeigen namentlich die Beobachtungen an Stockausschlägen, d. h.

also Sprossen, die an der Basis eines gefällten Baumes sich entwickeln. Ihnen steht das große Wurzelsystem des Baumes und die in der Stammbasis und den Wurzeln gespeicherte Menge von Reservestoffen zur Verfügung. Bei Stockausschlägen von Fraxinus excelsior fand ich nicht nur Blätter von verhältnismäßig riesiger Größe (55 cm Länge) sondern auch doppelt statt einfach gefiederte Blätter [1]), sehr häufig waren auch eines oder beide der untersten Fiederblättchen becherförmig ausgebildet. Daß auch die Blattstellung und die Verzweigung an derartigen Sprossen sich ändert, wurde früher schon betont (p. 98). Man wird also die „typische" Blattform auch nur als eine betrachten können, die unter den „normalen" Bedingungen auftritt, aber unter anderen sich ändern kann. Oder mit anderen Worten: die Entwicklungsmöglichkeiten der Blattgestaltung werden nicht immer verwirklicht, sondern unter besonderen Bedingungen können Änderungen auftreten. Eine solche Änderung ist auch im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung teils als Steigerung teils als Verminderung der Ausgliederung der Blätter eingetreten.

Wie die Blätter von Fraxinus excelsior nach der mitgeteilten Beobachtung die Fähigkeit haben, unter bestimmten Ernährungsbedingungen statt einfacher doppelte Fiederung auszubilden, so kann eine solche höhere Gliederung auch als eine, unter den gewöhnlichen Bedingungen erblich festgehaltene auftreten, ähnlich wie dies für Farnmutationen früher (p. 1064 ff.) angeführt wurde. Derartige Formen sind für Sambucus, Juglans und andere Pflanzen bekannt — mit einer „Anpassung" an äußere Verhältnisse haben sie offenbar ebensowenig zu tun als die Blattformen, welche aus reicher gegliederten durch Vereinfachung hervorgegangen sind. So gibt es Formen von Fraxinus und Robinia Pseudacacia, die statt gefiederte einfache Blätter haben und diese Blattform (wenn Kreuzung ausgeschlossen ist) auf ihre Nachkommen vererben.

Nicht immer ist dabei mit Sicherheit zu entscheiden, was eine „regressive" und was eine „progressive" Form ist. Doch führt in manchen Fällen der Vergleich in Verbindung mit der Beobachtung der Einzelentwicklung zu einer Entscheidung, namentlich in den — offenbar zahlreicheren — Fällen einer regressiven Formbildung.

§ 21. Entstehung von „monokotylen" Blättern aus dikotyler Blattform.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, ob die oben kurz geschilderte Blattgestaltung vieler Monokotylen sich von einer dikotylenartigen, ursprünglich also reicher gegliederten ableiten lasse, so liegt es am nächsten, dabei von den Dikotylen auszugehen, welche monokotylenartige Blätter besitzen. Es sind dies namentlich einige Umbelliferen, Ranunculaceen und Plantago-Arten.

Die meisten Doldenpflanzen haben Blätter mit reich gegliederter Spreite und einem mehr oder minder stark entwickelten Blattgrund. Einige amerikanische Eryngium [2])-Arten aber bilden Blätter aus, die denen

[1]) Es erinnert das an das Verhalten von Gleditschia triacanthos, welche teils einfach, teils doppelt gefiederte Blätter bildet, teils mancherlei Mittelformen. Die einfach gefiederten Blätter traf ich namentlich an der Basis der Jahrestriebe und an Kurztrieben an.

[2]) z. B. Er. Serra, E. pandanifolium, bromeliaefolium u. a. Die Standorte dieser Arten sind offenbar recht verschieden, aber alle offen, d. h. teils Campos, trockene Hügel, aber auch Sümpfe. Ich selbst traf solche Formen an einer nassen Felswand bei Nuova Friburgo. Die Blätter sind meist auffallend starr — das wird sich leichter bei einem einfachen als bei einem gegliederten Blatte herstellen lassen. Sie sind äquifazial gebaut.

der gewöhnlichen Monokotylen sehr ähnlich sehen, namentlich auch wie diese eine parallele Nervatur aufweisen. Wir können deutlich verfolgen [1]), wie das zustande kam: die Blattspreite verlängert sich stark und büßt ihre Gliederung ein indem die Fiederbildung verschwindet. Bei manchen ist diese wenigstens durch Randzähne noch angedeutet. Auch die Stielbildung tritt zurück, die Spreite geht in den Blattgrund unmittelbar über, ganz ähnlich, wie dies auch für die Bildung mancher Hochblätter (auch die von Eryngium-Arten mit „normaler“ Blattgestalt) zu schildern sein wird.

Daß es sich um Blattspreiten mit rückgebildeter Fiederbildung, also um solche, bei denen die Entwicklung des Randteiles eine Hemmung erfahren hat, handelt, geht auch daraus hervor, daß manche, z. B. Er. proteaeflorum noch 2,5 cm lange Fiedern zeigen, die bei manchen Arten zu „Zähnen“ verkleinert sind, und bei anderen äußerlich nicht mehr hervortreten. An den Hochblättern solcher Pflanzen sind die den Fiedern entsprechenden Randvorsprünge oft noch mehr ausgebildet [2]).

Diese monokotylenähnlichen Blätter sind namentlich auch für die von Interesse, welche die Blattbildung der Monokotylen von der der Dikotylen ableiten wollen. Denn die monokotylenähnlichen Eryngien zeigen jedenfalls, wie ein solcher Vorgang möglicherweise sich abgespielt haben könnte [3]). Es ist dies aber nicht die einzige Art, wie bei den Umbelliferen eine Rückbildung der Blattbildung zustande kam.

Die Blätter von Crantzia und Ottoa gleichen ganz denen von Juncus-Arten, deren schwammiges Gewebe durch Querplatten gegliedert ist (vgl. Fig. 1303).

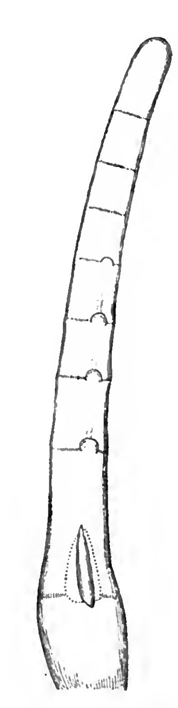


Fig. 1303. Crantzia linearis. (Neuseeland 1899.) Junges Blatt, etwa 20fach vergr., unten die nur eine schmale Spalte offen lassende Blattscheide, an den durch Punktierung angedeuteten Diaphragmen eine Reihe von Höckern (verkümmerte Anlagen von Blattfiedern?).

Die Keimpflanzen sind leider nicht bekannt. Man möchte vermuten, daß sie ähnliche Blattgestaltung aufweisen, wie die einfacheren Blätter einer anderen Umbellifere, der Oenanthe fistulosa, bei denen an den Querplatten („Knoten“) der intercellularraumreichen Blattspindel kleine Fiederblättchen sitzen [4]). Es fragt sich, ob diese vielleicht in verkümmertem Zustand noch nachweisbar sind.

---

[1]) Durch Vergleich der verschiedenen Arten, auch der Keimung. DECANDOLLE u. a. halten diese Blätter für Phyllodien. Betr. der Entwicklungsgeschichte vgl. DEINEGA, Flora 85 (1898), p. 452. Daselbst weitere Literatur. E. v. GAISBERG, Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien, Flora 115.

[2]) Ob bei Arten wie E. Mettaueri ein anderer Vorgang — starke juncoide Entwicklung des Blattstiels — eintritt, bleibe hier unerörtert, da es sich nur um die oben genannten Arten handelt.

[3]) Sie haben übrigens teilweise in ihrer Spreite auch „invers orientierte“ Bündel (vgl. p. 1326).

[4]) Noch deutlicher spricht sich die Reduktion aus bei den ersten Blättern von Thovella (vgl. J. BRICQUET, Thovella, ombellifère monotype du sud-ouest de la France. Annuaire du conservatoire et du jard. bot. de Genève (Vol. XVII, 1914). Die Fiedern sind hier im unteren Teile ganz rudimentär.

Bei Crantzia linearis (Fig. 1303), die ich in einem Teiche in Neuseeland untergetaucht wachsend antraf (sie wächst gewöhnlich als Landpflanze an feuchten Stellen) findet sich an jungen Blättern die Anlagen von seitlichen Organen an den „Knoten" des Blattes. Da sie aber nur in Einer Reihe auftreten, so wird man sie nicht wohl für rudimentäre Blattfieder halten können.

Ganz ähnlich verhält sich eine andere Umbellifere Ottoa, deren Blattspindel am Ende eine kleine Vertiefung bzw. Abflachung, die wohl der Blattspitze entspricht, zeigt. Diese Formen haben also eine bedeutende Oberflächenverringerung erfahren dadurch, daß die Fiederbildung unterdrückt wurde. Man wird bei diesen meist als Sumpf- und Wasserpflanzen lebenden Doldengewächsen aber nicht wohl annehmen können, daß es sich um eine direkte „xerophile" Anpassung handle, wenngleich die Oberflächenverringerung auch in dieser Beziehung ausgenützt werden kann. Wie Bitter [1]) hervorgehoben hat, kommen bei Crantzia statt der binsenähnlichen auch flache, verbreiterte Blätter vor — diese stimmen mit denen der monokotylenähnlichen Eryngien dann noch mehr überein.

Die Annahme, daß eine Verminderung in der Gliederung der Blattspreite eingetreten sei, wird auch dadurch gestützt, daß wir diesen Vorgang bei anderen Umbelliferenblättern — wenn auch in etwas anderer Weise — im Verlauf der Einzelentwicklung eintreten sehen. So bei Hydrocotyle vulgaris [2]), deren Blätter im Jugendzustand im Verhältnis zur Blattfläche große Seitenteile haben. Letztere bleiben aber im Wachstum bald hinter dem der ersteren zurück und erscheinen so im fertigen Zustand nur noch als wenig auffallende Einkerbungen des Randes. Bei anderen Doldenpflanzen sind sie dagegen als Fiederblättchen ausgebildet. Einen — nur mit einer starken Längsstreckung verbundenen — ähnlichen Vorgang nehmen wir auch bei den genannten Eryngien, bei Crantzia und Ottoa an.

In beiden Fällen handelt es sich um eine Blattspreite, welche ihre Gliederung verloren hat. Bei Crantzia war die Blattspreite als Blattspindel (Rhachis) ausgebildet und als solche leicht kenntlich durch ihre Quergliederung, während der Blattstiel z. B. von Oenanthe fistulosa eine solche nicht besitzt; was natürlich nicht ausschließt, daß sie bei anderen Arten vorhanden ist. Bei Eryngium ist der allein übrig gebliebene Mittelteil flach — übrigens gibt es auch bei dieser Gattung Arten mit binsenförmigen Blättern (E. juncifolium u. a.). Wir finden also teils hygrophile teils xerophile Umbelliferen mit derselben Reduktion der Blattspreite versehen.

Die äußere Ähnlichkeit derartiger Blattformen mit Blattstielen hat offenbar die Veranlassung gegeben, sie als „Phyllodien" zu deuten.

A. P. De Candolle [3]) hat vor fast 100 Jahren die Frage aufgeworfen, wie man die Blätter der Monokotylen auffassen solle, an denen man wie z. B. bei denen von Hyacinthus, Aloe usw. Blattstiel und Blattspreite nicht unterscheiden könne. „Sont ce des limbes des feuilles privés de pétioles, ou des pétioles privés de limbe?" Er ist geneigt, die Frage im letztgenannten Sinne zu beantworten, u. a. auch weil die Jugendblätter mancher Monokotylen den Phyllodien mancher Dikotylen gleichen, und die binsenförmigen Blätter von Strelitzia juncea mit den Blattstielen anderer Arten dieser Gattung in ihrem Aussehen übereinstimmen.

---

[1]) G. Bitter, Vergl. morphol. Untersuch. über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. Flora 83 (1897), p. 272.

[2]) Vgl. Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte p. 234.

[3]) Organographie végétale 1827, Vol. I, p. 287.

Man könnte diese Annahme[1]) dadurch stützen, daß die unifazialen Blätter bzw. Blatteile mancher Monokotylen äußerlich, wie in der Anordnung ihrer Leitbündel Blattstielen dikotyler Blätter ähnlich sind, und sich vorstellen, daß wenn z. B. bei Ornithogalum caudatum die Primärblätter zunächst der Hauptsache nach aus einer annähernd zylindrischen „Vorläuferspitze“ bestehen, diese dem Blattstiel, der später sich stärker entwickelnde flache Blatteil einem vergrößerten Blattgrund entspreche. Dieser könnte dann bei anderen Monokotylen nachträglich wieder eine Gliederung erfahren, sich oben zur Spreite erweitern usw. Es wurde schon p. 283 die Auffassung vertreten, daß damit nur eine auf äußeren Ähnlichkeiten beruhende, in der Entwicklungsgeschichte nicht begründete Konstruktion vertreten wäre. Da sie aber auf anatomische Gründe gestützt wieder verteidigt wird, sei folgendes hervorgehoben:

1. Die p. 1326 angeführten Tatsachen zeigen, daß die neuerdings von A. ARBER[2]) zur Begründung der DECANDOLLE'schen Ansicht angeführten anatomischen Verhältnisse diese Auffassung durchaus nicht stützen können.

2. Die Entwicklungsgeschichte spricht durchaus gegen die Phyllodientheorie, zeigt vielmehr, daß die einfachen Blätter der Monokotylen dadurch zustande kommen, daß das Oberblatt sich stark streckt und die Bildung eines Blattstiels unterbleibt — genau wie bei den monokotylenähnlichen Eryngien.

Man kann also ohne Zwang die typische Monokotylenblattform sich ebenso entstanden denken. Die anatomische Begründung der Phyllodientheorie aber zeigt aufs neue, wie wenig förderlich die einseitig-anatomische Richtung für die Entscheidung morphologischer Fragen ist.

Wir haben von Phyllodien gesprochen, zunächst ohne näher darauf einzugehen, was man unter einem Phyllodium versteht. Das zu erörtern wird im folgenden versucht werden.

§ 22. Phyllodien.

Unter einem P h y l l o d i u m verstehen wir ein Blatt, welches aussieht, wie ein ganzes Blatt, das aber in Wirklichkeit nur aus einem T e i l einer Blattanlage hervorgegangen ist, während ein anderer Teil in seiner Entwicklung stehen blieb — eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie bei vielen Niederblättern antreffen. Nur handelt es sich bei den Phyllodien um chlorophyllhaltige, also der Kohlenstoffassimilation dienende Organe.

Es findet also ein F u n k t i o n s w e c h s e l z w i s c h e n d e n T e i l e n e i n e r B l a t t a n l a g e statt. Aber er beschränkt sich darauf, daß der Blattstiel (in manchen Fällen auch die Blattspindel oder Blattrhachis[3]))

---

[1]) Vgl. auch z. B. A. DE ST. HILAIRE, Leçons de botanique (1840), p. 145: „Il est certain que, comme nous voyons, sur un même pied d'Alisma natans ou de Sagittaire (Sagittaria sagittifolia), des feuilles aeriennes composées d'un limbe et d'un pétiole, et d'autres qui naissent sous l'eau et sont parfaitement homogènes et linéaires, nous devons dire que ces dernières sont réduites au seul petiole.“ ST. HILAIRE faßt aber nicht alle Monokotylenblätter als Phyllodien auf, die von Agave und Aloë z. B. betrachtet er als „feuilles sans petioles“, und bemerkt mit Recht, daß man nicht schematisieren dürfe, „des définitions rigoureuses ne conviennent jamais qu'aux milieux . . .“

[2]) A. ARBER. The phyllode theory of the monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence. Annals of botany, Vol. 32, 1918. Die Ausführungen im 1. Teil dieses Buches (1913) sind der Verf. wohl nicht bekannt geworden.

[3]) Dann ist natürlich die Abgrenzung der Phyllodien keine scharfe. Das gilt aber für alle Definitionen von Organen! Daß die oft wiederholte Angabe (auch von A. ARBER a. a. O. p. 467) bei Acacia kämen nur Blattstielphyllodien vor, nicht zutreffend ist, geht aus Fällen wie der in Fig. 300 abgebildete deutlich hervor.

als Assimilationsorgan ausgebildet ist, während die Blattspreite mehr oder minder reduziert ist.

Man hat den Begriff Phyllodium vielfach in unbestimmter Weise angewendet und mit diesem Namen auch Blätter bezeichnet, die von denen verwandter Formen dadurch abweichen, daß sie einfach, ungegliedert sind. So die Blätter der monokotylenähnlichen Eryngien, die von Ranunculus Lingua, R. Flammula, die bandförmigen Primärblätter von Sagittaria und die einiger Lathyrus-Arten (vgl. p. 141). Zum Begriff eines Phyllodiums gehört nach dem oben Gesagten, daß eine ganz oder teilweise verkümmernde Spreitenanlage nachweisbar ist, wenngleich die Verkümmerung auf sehr frühem Stadium erfolgen kann. Jene irrig für Phyllodien gehaltenen Bildungen aber haben einen Blattstiel überhaupt nicht angelegt. Wir müssen die beiden Fälle auseinanderhalten, da sie tatsächlich verschieden sind, obwohl auch hier eine ganz scharfe Abgrenzung nicht möglich ist.

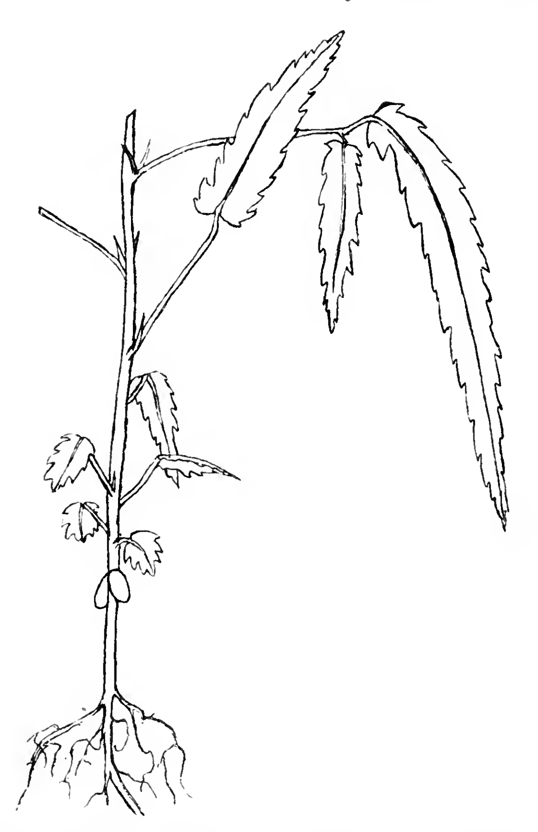


Fig. 1304. Keimpflanze von Rubus australis var. cissoides (nach A. Mann). Die Blätter haben wohlentwickelte Blattspreiten.

Die Verkümmerung der Blattspreite kann früh erfolgen, und damit ist auch gesagt, daß es Übergänge zwischen Phyllodien und Laubblättern gibt.

Es sei zunächst eine Pflanze angeführt, deren Blattstiele (unter Verringerung der Größe der Blattspreite) als Assimilationsorgane dienen, aber ohne in ihrer äußeren Gestaltung eine auffallende Veränderung zu erleiden.

Rubus australis kommt in verschiedenen Formen vor, die namentlich auch durch die verschieden starke Entwicklung der Blattflächen ausgezeichnet sind. Die in Fig. 1305 abgebildete hat verzweigte Blätter mit ganz kleinen Spreiten, die langen Stiele der Teilblättchen dienen als Assimilationsorgane. Die Keimpflanze dagegen (Fig. 1304) bringt Blätter mit wohlentwickelten Blattspreiten hervor. Man wird bei dieser Brombeer-Art noch kaum von Phyllodien sprechen wollen, weil die Blattstiele nicht die für die meisten Blätter charakteristische abgeflachte Gestalt haben. Indes ist eine solche Grenze kaum zu ziehen, da es ja auch zylindrische Blätter gibt.

Ähnlich wie bei Rubus australis verhält sich die Leguminose Viminaria denudata. Die Phyllodien sind zylindrisch. Auch wenn scheinbar keine

Blattspreite mehr vorhanden war, konnte ich sie doch bei entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung leicht nachweisen. An Keimpflanzen ist sie ohnedies regelmäßig vorhanden.

Eine schwankende Ausbildung der Blattspreite zeigt — wenigstens bei den in Gewächshäusern kultivierten Pflanzen — eine andere Dikotyle, Oxalis ruscifolia (Fig. 1306).

Die Blätter sind ausgezeichnet durch einen spreitenähnlich verbreiterten Blattstiel (Fig. 1306). Die Blattspreite, aus drei zarten Teilblättchen bestehend, ist bei manchen Blättern vollständig entwickelt, fällt dann aber später ab, bei anderen gelangt sie nicht zur Entfaltung. Wir haben dann von vornherein ein typisches Phyllodium mit verkümmerter Spreite vor uns. Der Vorgang würde genau derselbe sein, wenn er noch früher sich abspielte [1]), zu einer Zeit, wo die Anlagen der drei Teilblättchen der Lamina eben als kleine Rudimente sichtbar sind, oder in dem Stadium, wo die Blattspreite noch ganz ungegliedert ist. Ähnlich verhält sich Parkinsonia aculeata insofern, als die Blattspindel hier verbreitert ist und die an ihr sitzenden Fiederblättchen später abfallen.

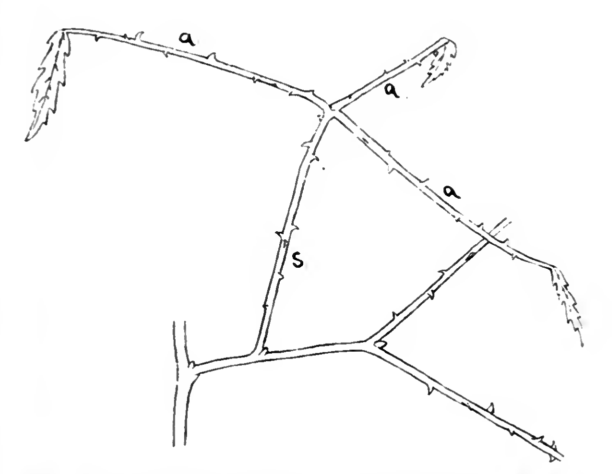


Fig. 1305. Rubus australis var. cissoides (nach A. MANN). Stück eines älteren Blattes. Die Spreiten der Blättchen sind reduziert, ihre Stiele dienen als Assimilationsorgane (und zum Klettern).

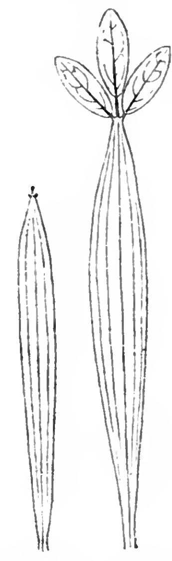


Fig. 1306. Oxalis ruscifolia. Zwei Blätter in nat. Gr. Das rechts hat eine wohlentwickelte, dreiteilige Blattspreite, bei dem links sind die drei Teilblättchen derselben frühzeitig verkümmert und abgefallen.

Ehe auf weitere Beispiele eingegangen wird, sei hervorgehoben, daß es sich bei den mit Phyllodien versehenen Pflanzen wohl überall um Bewohner zeitweilig wasserarmer stark belichteter Standorte handelt. Man könnte annehmen, daß in derartigen Fällen das Gewebe der Blattspreite nicht imstande war, sich entsprechend den Bedingungen der Umgebung zu ändern, während der Blattstiel, der ja auch im Verlaufe der Entwicklung später entsteht, sich plastischer verhielt.

[1]) Lehrreich ist auch das Verhalten australischer Cassia-Arten. Cassia eremophila hat einen in vertikaler Richtung verbreiterten Blattstiel, der aber noch Fiederblättchen trägt; diese sind bei C. phyllodina gewöhnlich unentwickelt.

Acacia-Arten. Das bekannteste, in den Lehrbüchern stets angeführte Beispiel für Phyllodienbildung liefern eine Anzahl australischer Acacia-Arten. Meist wird angegeben, daß bei den Acaciaphyllodien die Lamina vollständig fehle [1]). Daß dies irrig ist, die Lamina vielmehr der Anlage nach stets nachweisbar ist, wurde früher gezeigt [2]), und zu demselben Resultate kam bei Untersuchung einer größeren Anzahl von Arten auch A. Mann [3]). Verhältnismäßig groß ist die Lamina (*l* Fig. 1307) z. B. bei Acacia calamifolia. Die ganze Entwicklungsgeschichte des Phyllodiums stimmt durchaus mit der normalen Blattentwicklung überein, nur daß die Lamina bald stehen bleibt und verkümmert, der Blattstiel sich zum Phyllodium entwickelt.

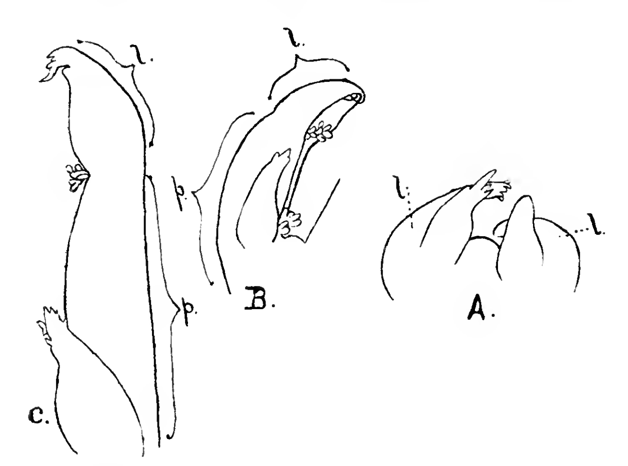


Fig. 1307. Phyllodienentwicklung von Acacia calamifolia (nach A. Mann), vergr. *l* die verkümmernde Laminaranlage, *p* der zum Phyllodium sich entwickelnde Blattgrund. Neben jedem Blatte ist eine der beiden Stipulae sichtbar.

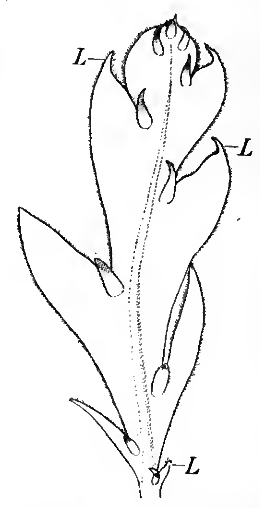


Fig. 1308. Acacia alata. Spitze eines durch die Phyllodien geflügelten Sprosses. Neben jedem Phyllodium eines der beiden Nebenblätter sichtbar, *L* die verkümmerte Blattspreite des Phyllodiums.

Zu demselben Resultate führt übrigens auch das Studium der Keimungsgeschichte (Fig. 394, 399). Bei einigen Acacia-Arten (Fig. 300) nimmt, wie die Übergangsformen zeigen, auch die Rhachis Anteil an der Phyllodienbildung, so bei A. floribunda, melanoxylon, uncinata.

Die Gestalt der Phyllodien ist in dieser Gattung sehr verschieden [4]). Als „typisch“ dürfen wir wohl die Formen betrachten, bei denen das Phyllodium in vertikaler Richtung unifazial (vgl. Fig. 299, 301) entwickelt ist und lederige Textur besitzt. Es gibt aber auch Formen, deren Phyllodien nadelförmig sind (A. juniperina, verticillata) oder stielrund (A. teretifolia, juncifolia, scirpifolia usw.). Ob und welche Beziehungen zwischen der Gestaltung der Phyllodien und dem Standorte obwalten, ist unbekannt. Man müßte dazu das Gesamtverhalten der Pflanze in Betracht ziehen; denn es ist klar, daß z. B. an ein und demselben Standorte bei einer Pflanze, die ein tiefgehendes, ausgebreitetes Wurzelsystem besitzt, die

[1]) Hildebrand, Flora 1875, p. 372; Frank, Lehrbuch der Botanik II, p. 260 u. a.

[2]) Vgl. Goebel, Entwicklungsgeschichte, p. 241.

[3]) A. Mann, Was versteht man in der Botanik unter Metamorphose? Dissertation, München 1894.

[4]) Vgl. die Abbildungen Reinke's (Unters. über die Assimilationsorgane der Leguminosen III, Jahrb. für hist. Bot., Bd. 30, p. 105 ff.).

Blattbildung weniger der Transpirationsverminderung zu entsprechen braucht als eine, bei der die Wurzelbildung weniger entwickelt ist [1]). Daß aber die bei australischen Pflanzen so viel vorkommende, auch in der Phyllodienbildung zum Ausdruck gelangende Profilstellung der Blätter im allgemeinen eine Transpirationsverminderung bedingt, kann keinem Zweifel unterliegen. Diese ist bei den verschiedenen Acacia-Arten mit Phyllodien verschieden stark entwickelt. Manche haben ihre Phyllodien zu verhältnismäßig dünnen Gewebeplatten von beträchtlicher Größe ausgebildet (die in ihrer Gestalt auffallend an die mancher Eucalyptusblätter erinnern). Diese werden mehr transpirieren als die Formen mit kleinen Phyllodien von Nadelgestalt (Fig. 403).

Bei einigen Acacia-Arten findet ein Schwanken zwischen Phyllodien- und Laubblattbildung, auch nachdem sie das Keimlingsstadium längst hinter sich haben, statt. So bei Ac. heterophylla, A. melanoxylon u. a. Es ist möglich, daß hier, falls es sich nicht etwa um Bastarde handelt, ein ähnlicher Fall vorliegt, wie er für Hakea trifurcata geschildert wurde und wie er auch sonst vorkommt: daß nämlich die einzelnen periodisch sich entwickelnden Sprosse den Wechsel der Blattgestalt wiederholen, wie wir ihn bei Keimpflanzen finden, also am Anfang der Vegetationsperiode, wo Wasser reichlicher zur Verfügung steht, die Jugendblattform bilden und später zur Phyllodienbildung übergehen. Bei den in den botanischen Gärten gezogenen Exemplaren ist eine solche Periodizität allerdings nicht nachweisbar, diese aber befinden sich unter keineswegs natürlichen Verhältnissen.

§ 23. **Schildförmige Blätter** [2]).

Als „schildförmig“ bezeichnen wir solche Blätter, bei denen der obere Teil des Blattes (z. B. die Blattspreite bei Laubblättern, die Anthere bei Staubblättern) nicht unmittelbar in den unteren (Blattstiel, Filament, Blattgrund usw.) übergeht, sondern über ihn hinauswächst.

Nach der Art und Weise, wie das geschieht, kann man mit C. DECANDOLLE „epipeltate“ und „hypopeltate“ Blätter unterscheiden: wie der Name sagt, entsteht der Auswuchs im ersteren Fall auf der Ober-, im anderen auf der Unterseite der Blattanlage (Fig. 1309).

Fig. 1309. Schema für die Entstehung eines hypopeltaten (*1*) und eines epipeltaten Blattes (*2*), im Längsschnitt. *3* entfaltetes Schildblatt im Längsschnitt. *o* Oberseite, *u* Unterseite. Neubildung punktiert.

Die schildförmigen Laubblätter sind alle epipeltat. Hypopeltat sind z. B. die Niederblätter einiger Asparagus-Arten, was einen ausgiebigen Schutz der Sproßknospe herbeiführt. Bei den meisten hierher gehörigen Arten fallen diese Niederblätter späterhin ab, sie sind nur Schutzorgane.

[1]) Die Beziehungen des Wurzelsystems zu den oberirdischen Teilen, speziell zur Blattbildung, sind überhaupt zu wenig berücksichtigt worden. Sie sind bei Keimpflanzen offenbar andere als späterhin, und auch die Tatsache, daß in gutem Boden manche Pflanzen ihre Zweige nicht verdornen lassen, dürfte wesentlich mit der Entwicklung des Wurzelsystems zusammenhängen; auf gutem Boden wird diese eine größere sein als auf schlechtem und dementsprechend auch die Wasserzufuhr.

[2]) Vgl. Entwicklungsgesch., p. 234 ff. Eine Aufzählung der schildförmigen Blätter hat C. DECANDOLLE gegeben (Sur les feuilles peltées. Bulletin des travaux de la société botanique de Genève 1898/89, No. 9).

Aber bei dem in Fig. 1310 abgebildeten Asp. comorensis wird der Auswuchs der Blattunterseite später zu einem von der Sproßachse abstehenden harten Dorn, der als Kletterhaken benutzt wird. Ganz Ähnliches war früher von Lycopodium volubile zu berichten [1]). Überhaupt sind hypopeltate Blätter bei Pteridophyten verbreitet, namentlich treten sie als Sporophylle auf, so bei Equisetum, manchen Lycopodium- und Selaginella-Arten. Desgleichen bei den Staubblättern mancher Cycadeen und Coniferen, z. B. Juniperus. Bei den Angiospermen findet sich hypopeltate Ausbildung wohl nur bei Blattorganen, welche für die Assimilation nicht in Betracht kommen, so bei einigen Kotyledonen, wie denen der Gräser, von Quercus u. a. Auch Hochblätter und Kelchblätter können hypopeltat sein.

So sind z. B. die Kelchblätter von Viola tricolor (und anderen Viola-Arten) hypopeltat — die von der Unterseite ausgehenden Auswüchse hüllen den Blütenstiel in seinem oberen noch wachstumsfähigen Teile ein.

Dagegen sind die Kelchblätter der in Fig. 1311 abgebildeten Passiflora epipeltat. Die junge Blütenknospe (Fig. 1311 *II*) zeigt, daß auf der Innenseite jedes Kelchblattes ein Auswuchs *J*

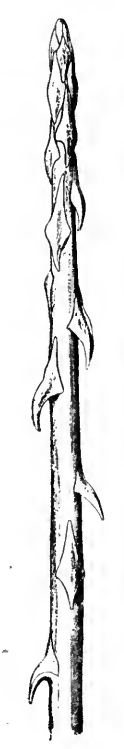


Fig. 1310. Austreibender Sproß von Asparagus comorensis mit schildförmigen Niederblättern, deren unt. Teil später von der Sproßachse absteht, erhärtet und zum „Kletterdorn“ wird.

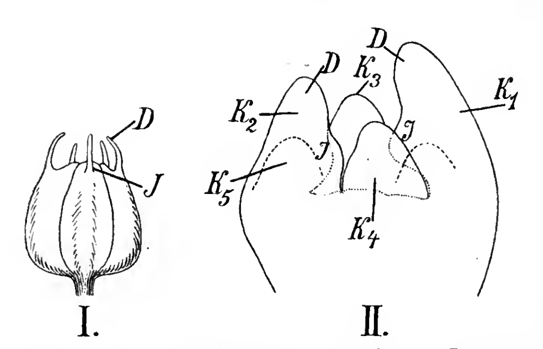


Fig. 1311. Passiflora racemosa × coccincea. *I* Blütenknospe. *D* Spitze der Kelchblätter. *J* deren Auswüchse, welche den Verschluß bedingen. *II* Junge Blütenknospe, K_1—K_5 Kelchblätter.

auftritt, welcher sich mehr in die Fläche entwickelt, als die Blattspitze *D*. Diese Auswüchse bilden dann den Abschluß der Blütenknospe nach oben. Die Kelchblattspitzen erscheinen nur als unbedeutende Anhängsel. Wenn man ihre Gestalt als einmal gegeben betrachtet, so ist klar, daß sie nicht imstande wären, den Verschluß der Blütenknospen in gleich wirksamer Weise wie die „Auswüchse“ herbeizuführen.

Ähnlich verhalten sich die Spelzen mancher Gräser. Später wird auch anzuführen sein, daß man solche Auswüchse vielfach von der Nebenblattbildung abzuleiten versucht hat. Daß dazu keine allgemeine Nötigung vorliegt, scheint mir schon aus dem Vergleich mit den hypopeltaten Blättern hervorzugehen, bei welchen eine solche Ableitung nicht möglich ist.

[1]) p. 1018.

„Epipeltat“ angelegt werden auch die drehbaren („versatilen“) Antheren an vielen Staubblättern. Auch die Honigblätter mancher Ranunculaceen gehören hierher, und ähnliche Gestaltungsverhältnisse werden wir bei manchen Fruchtblättern antreffen.

Unter den Laubblättern sind schildförmige verhältnismäßig selten — schildförmige Teilblättchen sind nur bei einigen Thalictrum-Arten bekannt.

Schildförmige Blätter treffen wir bei Pflanzen, die unter sehr verschiedenen Lebensbedingungen stehen: Wasserpflanzen und Landpflanzen, und unter den letzteren bei Succulenten (Umbilicus), Kletterpflanzen (Tropaeolum majus), Bäumen (Sterculia platanifolia) usw. Sie sind bald klein (wie bei Utr. peltata, wo sie nur $^1/_2$ cm im Durchmesser haben), bald verhältnismäßig sehr groß, wie bei Victoria regia, wo sie einen Durchmesser von 2,5 m erreichen können. Sie finden sich fast ausschließlich bei Pflanzen mit zerstreuter Blattstellung, nur bei wenigen Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung sind Schildblätter vorhanden. Biologisch ist dies leichtverständlich. Die schildförmigen Blattspreiten erfordern zu ihrer Entfaltung mehr Raum als die anderen. Sie stehen vielfach auf orthotropen Stielen und würden, wenn sie dichtgedrängt stehen, sich decken.

Fig. 1312. Umbilicus pendulinus I (nat. Gr.). *I* basales Laubblatt *II* höher oben am Sproß stehendes, *III* und *IV* Hochblätter.

Bei Pflanzen mit kriechenden Rhizomen oder Kletterpflanzen erscheint ein Schildblatt besonders geeignet, um die Blattfläche gewissermaßen auf dem kürzesten Wege in die Transversalstellung zum Licht auszubreiten (Fig. 1309,3) und die Nachbarpflanzen, die als Konkurrenten um den Lichtgenuß auftreten, zu beschatten. Aber wenngleich diese Erwägung auf viele Schildblätter paßt, so ist sie doch nicht genügend, um deren Entstehung kausal irgend verständlich zu machen: wir werden nur sagen können, daß die oben genannten Faktoren das Vorhandensein von Schildblättern verständlich erscheinen lassen. Übrigens ist ein Blatt, dessen untere Teile, wie bei dem Endteile von Geum bulgaricum (Fig. 280), weit übergreifen, biologisch einem schildförmigen gleichwertig. Eine Beziehung der Schildform der Spreite zur Länge des Stieles und zur Blattstellung läßt sich also in vielen Fällen deutlich erkennen.

Wo, wie bei Utr. peltata, die schildförmigen Blätter verhältnismäßig klein und nicht sehr langgestielt sind, finden wir verwandte Formen (Utr. nelumbifolia) mit langgestielten größeren schildförmigen Blättern und werden annehmen dürfen, daß die ersteren vielleicht von ursprünglich

langgestielten Formen abzuleiten sind. Die Beziehung zwischen Blattstiellänge und Schildform tritt auch in der Einzelentwicklung mancher hierher gehöriger Pflanzen deutlich hervor: bei Umbilicus Fig. 1312 sind die basalen Blätter langgestielt, schildförmig (oben meist konkav vertieft). Die am blühenden Sproß stehenden Blätter (namentlich die Deckblätter der Blüten) verlieren (entsprechend ihrem Charakter als Hemmungsbildungen) ihre Schildform, es treten gewöhnliche Blätter mit kurzen Stielen auf. Ähnlich ist es bei der Berberidee Diphylleia cymosa, wo die oberen, kurzgestielten Blätter (aber nicht immer) die Schildform ganz oder beinahe ganz verlieren.

An der Keimpflanze tritt die Schildform meist schon bei den Primärblättern auf (Tropaeolum majus und minus, Nelumbium). Doch fand ich bei Umbilicus pendulinus öfters Primärblätter der gewöhnlichen Form, auch bei den Drosera-Arten mit Schildblättern tritt zunächst wohl immer eine Rosette von der gewöhnlichen Droseraceenblattform auf.

Für die Entwicklungsgeschichte der schildförmigen Blätter charakteristisch ist zunächst, daß sie alle dem basipetalen Typus angehören. Wir werden dies insofern verständlich finden, als ja die Schildform, wie oben erwähnt, eben auch einem an der Basis der Blattlamina vor sich gehenden Entwicklungsvorgang ihren Ursprung verdankt. Übrigens zeigt die Entwicklungsgeschichte der Schildblätter im Grunde keine anderen Wachstumsvorgänge als die schildförmiger Haare, wie sie z. B. bei Farnen, bei Elaeagnaceen u. a. vorkommen. Die alte Auffassung, daß es sich bei den Schildblättern um eine „Verwachsung" der über den Blattstiel hinausragenden Blattränder handle, ist nur eine Umschreibung. In biologischem Sinne ist sie einigermaßen berechtigt, insofern, als, wie oben dargelegt wurde, die schildförmigen Blätter mit den herzförmigen usw. (mit über die Blattstieleinfügung hervorragenden unteren Blatträndern) ihrem Verhalten nach wesentlich übereinstimmen.

Manche schildförmigen Blätter sind offenbar hervorgegangen aus gewöhnlichen Blättern, die ursprünglich eine reichere Gliederung der Blattspreite besaßen. Oben wurde für Hydrocotyle vulgaris hervorgehoben, daß die Gliederung im Jugendzustande viel mehr hervortritt als im fertigen, und ähnlich ist es bei Tropaeolum majus und minus, deren Blätter im entfalteten Zustande scheinbar ganzrandig sind, während die Jugendstadien an die eingeschnittenen Blätter von Trop. aduncum u. a. erinnern. MASSART (a. a. O., p. 81 des S. A.) hält dem entgegen, daß diese Tatsache sich auch bei Umbilicus finde, während die verwandten Gattungen Blätter besäßen, welche in allen Stadien ihrer Entwicklung ganzrandig seien. Dabei ist aber übersehen, daß Bryophyllum-Arten gegliederte Blätter besitzen, und eine Bryophyllum-Art ist zur Bildung von Schildblättern übergegangen. Es ist dies Bryoph. crenatum Baker. Die am Rande gekerbten Blätter bilden erst ziemlich hoch an der Sproßachse (wenigstens an den mir vorliegenden lebenden Exemplaren) an ihrer Basis einen nach oben etwas aufgestülpten, ziemlich kurz bleibenden Auswuchs. Wenn wir bedenken, daß schildförmige Blätter (namentlich auch die sich ihnen zum Teil anschließenden Aszidien, wie p. 23 ausgeführt wurde) vielfach als gelegentliche „Mißbildungen" auftreten, und daß die Pflanzen, welche sie regulär besitzen, unter den verschiedensten Lebensbedingungen vorkommen, so werden wir die Schildform der Blätter sicher als eine abgeleitete, aber nicht wohl als eine durch Anpassung entstandene betrachten können, vielmehr uns begnügen die allgemeinen Bedingungen, unter denen sie auftreten, anzuführen [1]).

---

[1]) Nicht unerwähnt mag bleiben, daß die Schildblätter durch Hagel besonders stark geschädigt werden, so z. B. die von Saxifraga peltata, selbst die viel kleineren von Tropaeolum majus u. a. Das ist natürlich in der im allgemeinen horizontalen Stellung

§ 24. Schlauchblätter.

Allgemeines. An die Schildblätter schließen wir an die Schlauchblätter (und zwar sowohl die in der vegetativen als die in der Blütenregion auftretenden), obwohl die Schlauchblätter keineswegs alle — wie teilweise angenommen wurde — sich von Schildblättern ableiten lassen. Unter Schlauchblättern verstehen wir solche, die einen von der Blattfläche umschlossenen Hohlraum besitzen, oder deren mehrere. Diese Blattbildung erscheint uns gegenüber der gewöhnlichen Flächenbildung der Laubblätter als etwas Sonderbares. Aber es ist nicht zu vergessen, daß die flache Ausbreitung der Blätter keineswegs etwas Selbstverständliches, sondern ein zwar in seiner Beziehung zur Funktion der Blätter leicht verständlicher, in seinem Zustandekommen aber keineswegs aufgeklärter Vorgang ist. An sich ist nicht abzusehen, weshalb das Flächenwachstum auf beiden Seiten eines dorsiventralen Blattes nicht verschieden sein sollte. Ist das aber der Fall, so ergeben sich Abweichungen von der gewöhnlichen Blattgestalt, wie sie bei Rollblättern, denen von Lathraea, Tozzia u. a. auftreten.

Einen Einzelfall stellen auch die Schlauchblätter dar, die teils als abnorme, teils als normale Ausbildungsform bei manchen Pflanzen auftreten.

Örtliche Schlauchbildung findet an manchen Blättern durch die Einwirkung von Tieren z. B. bei der Bildung von „Beutelgallen" statt. Wie hier infolge äußerer Einwirkungen wird bei anderen Pflanzen infolge uns derzeit unbekannter „innerer" [1]) das sonst stattfindende Gleichgewicht zwischen dem Flächenwachstum der Blatt-Ober- und -Unterseite gestört und so statt einer flachen Ausbreitung eine Schlauchbildung erzeugt.

Diese kommt in der mannigfachsten Ausbildung vor und zeigt oft sehr merkwürdige Gestaltungsverhältnisse. Es sei dabei abgesehen von Gebilden wie sie z. B. in den „Lippen" von Cypripedilum und Calceolaria und den „Sporen" mancher Blüten vorliegen — diese werden bei Besprechung der Blüten zu erwähnen sein. Vielmehr sollen hier nur die Kannenblätter von Nepenthes, den Sarraceniaceen und Cephalotus, die Schläuche von Utricularia, die Krugblätter von Marcgravia und die Honigblätter in den Blüten mancher Ranunculaceen besprochen werden.

Daß die Schlauchblattbildung nicht auf die Samenpflanzen beschränkt ist, geht schon aus dem über die „Wassersäcke" mancher Lebermoose p. 640 Mitgeteilten hervor: die Schlauchblätter von Colura und Physiotium können es an Eigenart der Gestaltbildung mit den verwickeltsten Schlauchblattbildungen der Samenpflanzen aufnehmen. Die Lebermoosschlauchblätter zeigen zugleich auch, daß eine Ableitung der Schlauchblätter von schildförmigen nicht erforderlich ist. Polyotus (Fig. 597, 765) läßt z. B. deutlich erkennen, daß die Schlauchbildung durch einseitig stärkeres Flächenwachstum zustande kommt.

Wächst die Oberseite stärker in die Fläche, so erfolgt die Ausstülpung nach unten, im umgekehrten Falle nach oben. Man kann die ersteren mit C. de Candolle [2]) als „Epiascidien" bezeichnen, sie sind bei weitem

der Blattspreite der Schildblätter begründet. Noch mehr als diese leiden die dem Wasserspiegel aufliegenden Schwimmblätter der Nymphaeaceen.

[1]) Nur bei Frullania ist nachgewiesen, daß die Bildung der kapuzenförmigen Wassersäcke unter bestimmten Bedingungen (bei Feuchtkultur) unterbleibt. Hier scheint also das ungleiche Wachstum der beiden Blattflächen mit der Verschiedenheit der Einwirkung von Wasser (oder Wasserdampf) in Beziehung zu stehen.

[2]) C. de Candolle, Sur un Ficus à hypoascidies. Archives des scienc. phys. et naturelles, t. III, 1901.

in der Mehrzahl. Hypoascideen finden sich z. B. bei einzelnen Formen von Ficus und den Marcgraviaceen.

Eine Annäherung an das Verhalten der Schildblätter tritt bei der Entwicklung derjenigen Schlauchblätter ein, bei denen sie nicht mit einer Einstülpung, sondern mit dem Auftreten eines (sich an die Ränder des Blattes ansetzenden) Auswuchses auf der Oberseite beginnt (z. B. Cephalotus Fig. 1322, vgl. auch die Deckelbildung bei Nepenthes).

Die Funktionen der Schlauchblätter sind recht verschieden und nicht bei allen zweifelsfrei festgestellte. Daß diese Blattform für Assimilationsorgane nur unter besonderen Umständen günstig sein kann ist klar. So wäre z. B. Schlauchblattbildung ein einfaches Mittel zur Vertikalstellung des chlorophyllhaltigen Blattgewebes bei Pflanzen, die offene stark besonnte Standorte bewohnen und ihre Transpiration einschränken. Daß sie bei „Insektivoren“ als Fangapparate für Tiere dienen, ist ebenso bekannt, wie daß sie in (oder in der Nähe von) Blüten Nektarbehälter darstellen. Bezüglich anderer Funktionen sei auf die Einzeldarstellung verwiesen, und erinnert an das was über das Auftreten von Schlauchblättern im allgemeinen Teile (p. 23) eingeführt wurde. Es ergibt sich daraus, daß Schlauchblätter oft als (nicht adaptative) Mißbildungen auftreten.

§ 25. Hypoascidien von Dischidia und Marcgravia.

A) Dischidia[1]). Die Dischidia-Arten sind Kletterpflanzen bzw. Epiphyten, die sowohl als Schlingpflanzen als durch Haftwurzeln sich an Holzpflanzen befestigen. Sie tragen xerophytisches Gepräge und haben entweder nur einerlei fleischige Blätter oder neben Blättern der gewöhnlichen Form Schlauchblätter. Von Interesse ist, daß von den gewöhnhat lichen Blättern Übergänge zu den Hypoascidien vorhanden sind. So hat Dischidia Collyris[2]) Blätter, die schildkrötenpanzerähnlich nach oben gewölbt sind. Unter ihnen entwickeln sich Wurzeln und siedeln sich Ameisen an. Diese finden unter den Blättern einen Schlupfwinkel, da deren Ränder dem Substrat dicht anliegen.

Eine Steigerung dieses Verhaltens tritt bei den Schlauchblättern von D. Rafflesiana[2]) ein, einer Art des tropischen Südasiens. Die Primärblätter stimmen mit den Blättern von D. Collyris überein, sind also nicht schlauchförmig. Später treten außer den flachen Blättern zahlreiche Schlauchblätter auf, in welchen ein reichverzweigtes Wurzelgeflecht sich findet. Außerdem sind die Schläuche regelmäßig von Ameisen bewohnt, welche auch organischen Detritus hineinschleppen Die Ameisen sind auch bei der Verbreitung der Samen in hervorragender Weise beteiligt. Sie kommen aber für die Pflanze, soweit wir derzeit beurteilen können, nicht etwa als „Schutzarmee“ in Betracht und ganz sicher nicht als Nahrung wie bei den „Insektivoren“. Sie werden durch das gelegentlich in die Schläuche eindringende Regenwasser nicht ertränkt, da an der Eingangsöffnung immer noch ein mit Luft gefüllter Raum übrig bleibt. Man kann aber die Schlauchblätter auch nicht als Wassersammler betrachten,

[1]) Betr. der älteren Literatur vgl. GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen p. 230. Ferner A. J. G. KERR. Notes on Dischidia Rafflesiana (Notes from the botanical school of Trinity College Dublin, Vol. II, 1912; SCOTT and SARGANT, On the Pitchers of Dischidia Rafflesiana. Ann. of. bot. Vol. VII, 1893; GROOM, On Dischidia Rafflesiana ibid.; J. Docters VAN LEEUWEN-REINVAAN, Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Dischidia-Arten. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg. 2. Série, Vol. XII, p. 68, Leiden 1913.

[2]) Vgl. Die Abbildungen in GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen Fig. 97 u. 98.

da viele so gestellt sind, daß in sie kein Wasser hineingelangt. Abgesehen von der „Symbiose“ mit den Ameisen dürfte die Bedeutung der Schlauchblätter — entsprechend der vom Verfasser früher schon vertretenen Auffassung — darin liegen, daß sie eine verhältnismäßig große assimilierende und eine verhältnismäßig kleine verdunstende Oberfläche besitzen, eine Erscheinung, die in anderer Ausbildung ja auch bei anderen „xerophilen“ Pflanzen wiederkehrt. Außerdem kann das verdunstete Wasser von den Wurzeln in den Schlauchblättern aufgenommen werden.

Besonders merkwürdig sind die „Doppelschläuche“ einiger Dischidia-Arten [1]), d. h. die, bei denen sich im Innern des Schlauchblattes ein kleineres befindet. So z. B. die von D. pectinoides (Fig. 1313, 1314). Es sind

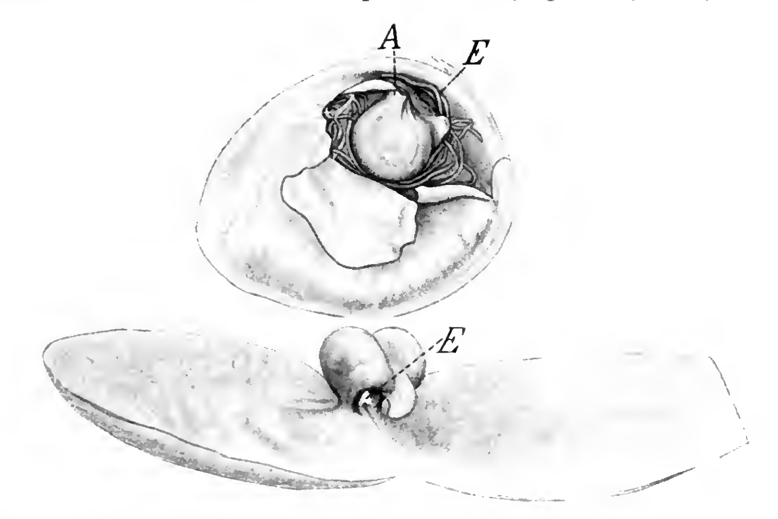


Fig. 1313. Dischidia pectinoides. Oben Schlauchblatt teilweise geöffnet, um den inneren Schlauch *A* und die das Schlauchblatt erfüllenden Wurzeln zu zeigen. Unten äußere Schlauchwand aufgeschnitten und ausgebreitet. *E* Eingang zum inneren Schlauch.

flache, einzeln an den Knoten stehende, muschelschalenähnliche Gebilde, die von einem Wurzelgeflecht erfüllt sind. Innen befindet sich ein kleinerer Schlauch, der durch den eingebogenen Rand des größeren Schlauches gebildet wird. Pearson meint, daß dieser kleinere Schlauch vielleicht den Ameisen eine vor dem Eindringen von Wasser gesicherte Zufluchtsstätte biete. Das ist möglich, beweist aber natürlich nicht, daß die Ameisen für die Pflanze von erheblichem Nutzen sind, sondern nur, daß die Ameisen ein Gestaltungsverhältnis der Pflanze auszunützen verstehen.

B) Marcgravia [2]). Sehr merkwürdige Gebilde sind die als „Honigblätter“ dienenden krugförmigen Blätter von Marcgravia. Allgemein bekannt geworden ist diese Gattung als eines der auffallendsten Beispiele von Pollenübertragung durch Kolibris. Die Blütenstände (Fig. 1316) sind nach unten gerichtet, die Honigblätter also mit ihrer Mündung nach oben, während die von Norantea guianensis, die ich in Britisch Guiana zu

[1]) W. Pearson, On some species of Dischidia with double pitchers. Journal of the Linnean society, botany, Vol. XXXV, London 1901—1904. Durch Herrn A. Loher in Manila erhielt ich Alkoholmaterial von D. pectinoides, nach welchem Fig. 1310 und 1311 gezeichnet sind.

[2]) Vgl. Wittmack, Über die Familie der Marcgraviaceae in Verhandl. des botan. Vereins der Prov. Brandenburg XXI (1879), Berlin 1880 und in Flora brasiliensis fasc. 81. Daselbst weitere Literatur.

beobachten Gelegenheit hatte, mir als aufwärts gerichtete durch die Farbe ihrer Brakteen einer feurigen Rakete vergleichbare Bildungen in Erinnerung sind.

Es sollen nur die Honigblätter von Marcgravia besprochen werden. Nehmen wir zunächst an, sie seien einfache Blätter, so entstehen sie, wie Übergangsbildungen erkennen lassen, durch Ausstülpen der Blattfläche nach o b e n. Sie sind also Hypoascidien ebenso wie die Schlauchblätter von Dischidia. Bei Norantea mixta kommen teils flache Blütendeckblätter die nicht mit dem Blütenstiel verwachsen sind, teils kapuzenförmige an ihm hinaufgewachsene vor. Auch bei Marcgravia entwickeln sich gelegentlich die meist verkümmernden Blütenanlagen an den Schlauchblättern. (Vgl. PLANCHON et TRIANA, Sur les bractées des Marcgraviées (Mem. de la soc. imp. des Sc. nat. de Cherbourg t. IX). Im Inneren finden sich zwei Nektardrüsen, die ohne Zweifel entsprechen den an der Basis der Laubblätter befindlichen zwei Drüsen (Fig. 1315 *I*).

Fig. 1314. Dischidia pectinata. Oben Sagittal-, unten Querschnitt (in der oben gestrichelten Richtung) durch ein Schlauchblatt. *J* Innenschlauch, *S* großer Schlauchraum, *E* Eingang.

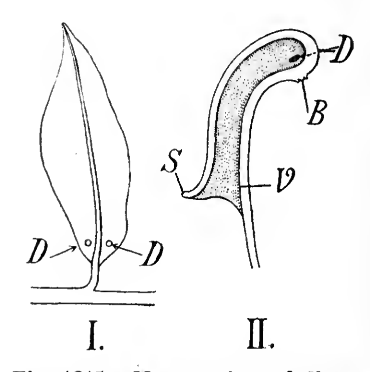


Fig. 1315. Marcgravia umbellata. *I* Laubblatt, *D* Drüsen. *II* Längsschnitt eines Schlauches; bei *B* verkümmerte Blütenknospe, *V* Verwachsungsstelle von Blatt u. Sproßachse, *D* Drüsen. *S* Spitze des Schlauchblattes.

Letztere sondern übrigens keinen Nektar, sondern „harz"ähnliche Substanzen ab. In Wirklichkeit sind die Marcgraviahonigblätter aber nicht einfache Blätter. Vielmehr entsprechen sie einer Blüte, an der das aszidienförmige Deckblatt „angewachsen" ist (Fig. 1315 *II*). Die Blüte selbst aber verkümmert auf früherem oder späterem Entwicklungsstadium, sie ist als kleine Anschwellung nahe der (scheinbaren) Spitze des Schlauchblattes noch leicht erkennbar, auch anatomisch in der Gewebebildung läßt sich die „Verwachsung" deutlich wahrnehmen.

Wir können also verfolgen, wie die sonderbare Marcgraviainfloreszenz zustande kam. Ausgangspunkt war eine Infloreszenz, an deren Blüten (wie das ja auch sonst vielfach vorkommt) jeweils das Deckblatt an-

gewachsen war. Dies verkümmert bzw. wurde frühzeitig abgeworfen bei den unteren Blüten. Im oberen Teil der Infloreszenz dagegen verkümmerten die Blüten und nahmen die Honigblätter eine massige Entwicklung. Die Infloreszenz führte eine Krümmung nach unten aus und kam so zu der Gestaltung, von welcher wir ausgingen.

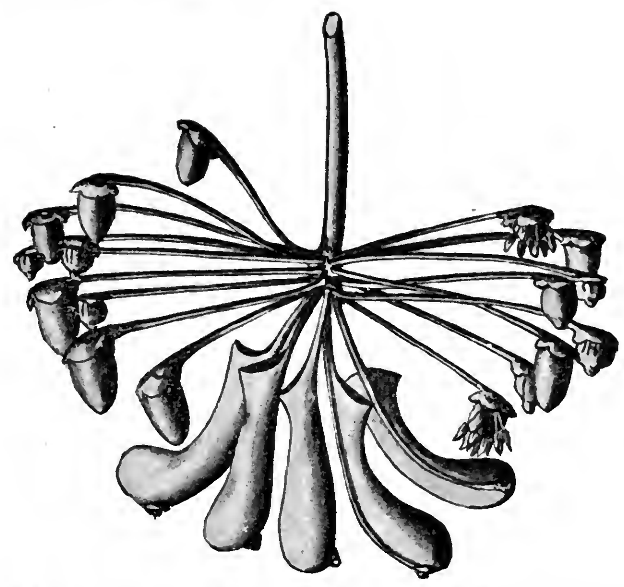


Fig. 1316. Marcgravia umbellata. Blütenstand (aus SCHIMPER, Pflanzengeographie). Blüten nach abwärts, Mündung der Honigblätter nach aufwärts gebogen. Man kann an ihnen den „angewachsenen" Stiel der verkümmerten Blüte meist deutlich erkennen.

§ 26. Schlauchblätter der „Insektivoren"[1].

Unter den Insektivoren sind die Sarraceniaceen, Cephalotus, Nepenthes, Genlisea und Utricularia mit Schlauchblättern — sämtliche mit Epiascidien — ausgerüstet. Daß die Schlauchblattbildung der beiden letztgenannten Gattungen (die einer Familie der sympetalen Dikotylen angehören) nur eine Parallelbildung zu den anderen darstellt, kann keinem Zweifel unterliegen, wir sahen ja ähnliche Gebilde schon bei den Lebermoosen auftreten. Zwischen diesen Schlauchblättern der Lebermoose und denen der Utricularien besteht aber ebensowenig ein genetischer Zusammenhang als mit denen von Sarracenia. Wohl aber werden sich zwischen den Schlauchblättern der letzteren und denen von Nepenthes Übereinstimmungen ergeben. Eine solche besteht auch darin, daß die Honigdrüsen der Schlauchblätter, die in beiden Familien die Anlockung der Insekten besorgen, übereinstimmen mit den Nektardrüsen in den Blüten. Ihnen schließen sich als mit anderen Funktionen versehene Umbildungsform die Drüsen an, welche in den Schläuchen von Nepenthes Wasser und Verdauungsenzyme absondern. Die „Digestionsdrüsen" von Utricularia dagegen sind den schleimabsondernden Drüsen an anderen

[1]) Vgl. die ausführliche Darstellung in GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen und die von der dort vertretenen Auffassung abweichende von MACFARLANE (Observations on pitchered insectivorous plants. Annals of botany III a. VII und BOWER, ibid. IV, p. 165).

Teilen dieser Pflanze homolog, wie dies auch bei den Droseraceen der Fall ist.

1. Sarracenia. Die Schlauchblätter erreichen bei manchen Arten, namentlich Sarr. flava und Darlingtonia (Fig. 1317) eine Länge von über 1 m. Die Pflanzen bringen vom Keimungsstadium ab nur Schlauchblätter hervor. Aber die Schlauchbildung kann bei manchen Blättern so in den Hintergrund treten, daß man diese Blätter für schlauchlose gehalten hat.

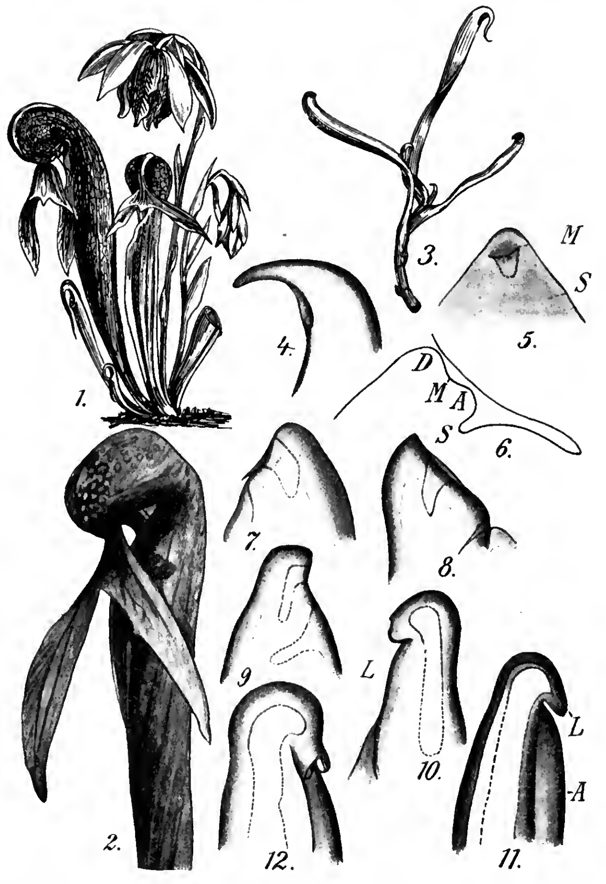


Fig. 1317. Darlingtonia californica. *1* Verkleinertes Habitusbild nach Bot. Mag., t. 5920. Die übrigen Abb. aus GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen. *2* Oberer Teil eines Schlauchblattes verkl. *3* Rückschlagssproß (mit den Keimpflanzen übereinstimmend). *4* Ober Teil eines Blattes des Rückschlagssprosses *5—11* Schlauchblattentwicklung. *D* Blattspitze, *A* in *6* Kiel der Blattfläche, *L* Lappen. *M* Vertiefung der Blattanlage. *S* Blattgrund.

Auffallend sind die Schlauchblätter nicht nur durch ihre Gestalt, sondern auch durch ihre lebhafte Färbung. Am Schlauchblatt läßt sich äußerlich unterscheiden: der eigentliche Schlauch, der entweder (wie z. B. bei S. purpurea Fig. 1318) mit breiter Mündung sich nach außen öffnet oder durch einen „Deckel" überdacht ist, und der „Kiel", welcher sich auf der adaxialen Seite des Schlauches befindet. Dieser Kiel tritt bei den Blättern, bei denen der Schlauchteil verkümmert ist, mehr hervor, das Blatt hat dann eine Ähnlichkeit mit dem von Iris. Tatsächlich besteht auch eine Übereinstimmung mit dieser.

Wir können die Gestaltung des Sarraceniablattes am besten so ausdrücken, daß wir es bezeichnen als ein mit Schlauchbildung versehenes unifaziales[1]) Blatt. Denken wir uns ein junges Irisblatt erhalte unterhalb seines Scheitels eine Einsenkung, die sich zum Schlauche verlängert, so entsteht ein Blatt, das nicht vollständig zur Schlauchbildung verbraucht wurde, sondern auf seiner Vorderseite einen Kiel besitzt. Es wäre aber ganz unzutreffend, wenn man (wie dies geschehen ist) den Schlauch als die

[1]) Vgl. p. 278.

„ausgehöhlte Mittelrippe“ des Blattes bezeichnen wollte. Daß der Kiel den unten zu erwähnenden „Flügeln“ der Nepentheskannen entspricht, ist klar. Er geht nach unten in die Ränder des Blattgrundes über. Bei Heliamphora (Fig. 1320), der einzigen (bis jetzt nur auf dem durch seine interessante Vegetation berühmten Roraima-Gebirge gefundenen) südamerikanischen Sarraceniacee) ist — wenigstens im unteren Teile der Schlauchblätter — der Flügel doppelt. Es ist aber daraus nicht zu folgern, daß bei Sarracenia der Kiel aus zwei Flügeln „verwachsen“ ist, so wenig als ein unifaziales Blatt durch Verwachsung der nach oben eingebogenen Blattfläche entstanden ist. Wenn wir die Sarracenia-Schläuche als „unifaziale Hohlblätter“ auffassen, so entspricht das auch den Standortsverhältnissen. Denn wie früher hervorgehoben wurde, treffen wir unifaziale Blätter nur an offenen Standorten mit starker Insolation an. So sind auch die Standorte der Sarracenia-Arten. Man kann für die Schlauchblätter ähnliche Beziehungen annehmen, wie dies p. 1379 für die von Dischidia Rafflesiana geschah.



Fig. 1318. Sarracenia purpurea, Schlauchblatt (unterer Teil nicht wiedergegeben). Man sieht die vordere Leiste (den Kiel) des Schlauchblattes.

Der „Deckel“ der Sarraceniaschläuche wird durch den Endteil des Schlauchblattes gebildet oder (was auf dasselbe hinaus kommt) durch Auswachsen des hinteren Schlauchrandes. Bei Nepenthes ist, wie unten gezeigt werden soll, die Entstehung des „Deckels“ eine andere. Das Schlauchblatt hat Einrichtungen zum Anlocken kleiner Tiere, eine Gleitzone (Fig. 1319), welche deren Abgleiten bedingt und eine „Reusenzone“ in welcher nach abwärts gerichtete Haare ein Emporklettern verhindern [1]). Eine wirkliche Verdauung ist nicht nachgewiesen.

2. Nepenthes. Viel höher ausgebildet als die Sarraceniablätter sind die von Nepenthes. Das gilt nicht nur für die Gestaltung, sondern auch für den anatomischen Bau.

Ein voll entwickeltes Nepenthesblatt läßt drei Teile unterscheiden: Auf die Kanne folgt der stielförmige Teil, der meist als Ranke funktioniert, diesem nach unten hin eine Blattfläche, die sich in einen weiteren stielartigen Teil verschmälern kann. Nach des Verfassers Auffassung ist diese Gliederung entstanden aus einer dem Sarraceniablatt gleichenden Blattform, deren unterer Teil eine bedeutende Weiterentwicklung erfuhr. Diese Auffassung stützt sich namentlich auf das Verhalten der Keimpflanzen (vgl. Fig. 1319), die tatsächlich einfache Schlauchblätter aufweisen. Macfarlane leitet das Blatt von Nepenthes aus einem gefiederten ab: Zwei seitliche Auswüchse sollen den basalen Teil bilden (Fig. 1321).

[1]) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen.

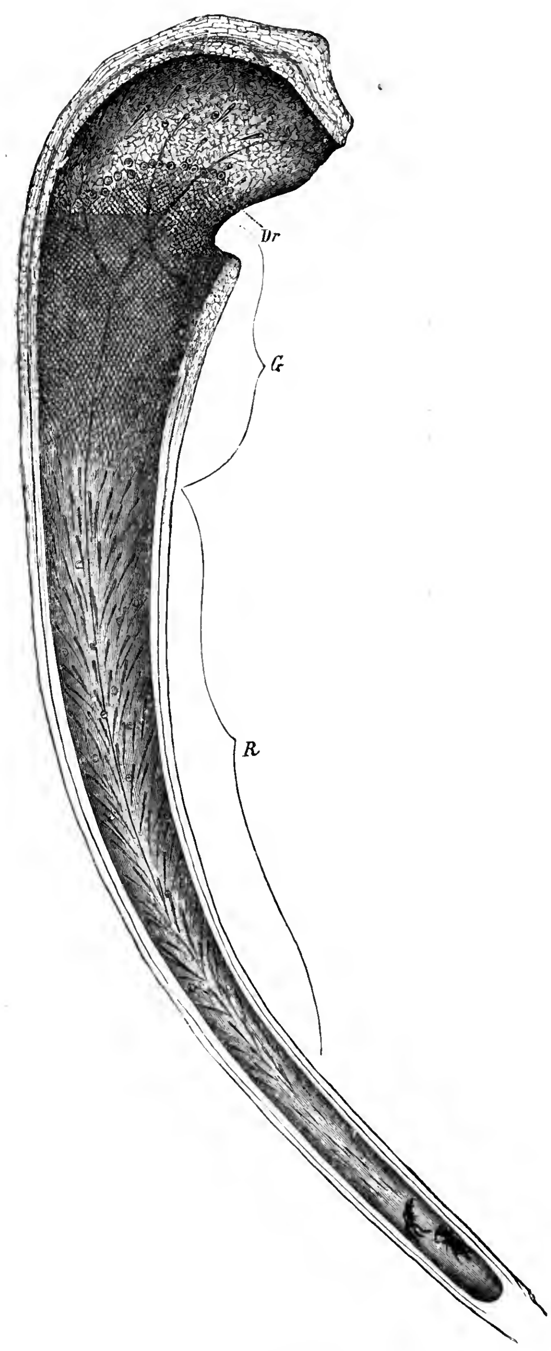


Fig. 1319. Sarracenia psittacina. Halbiertes Blatt einer Honigpflanze. *Dr* Zone der Honigdrüsen, *G* Gleitfläche, *R* Reusenhaarzone.

zwei weitere an der Kanne herablaufen, zwei — wie schon BOWER annahm — den Deckel — eine Konstruktion, der man sich dann anschließen könnte, wenn in dem Verwandtschaftskreis der Nepenthacen solche zusammengesetzten Blätter vorhanden wären — bis jetzt sind keine solchen Formen bekannt.

Die Kannen unterscheiden sich ihrer Entstehung nach von denen der Sarracenia 1. durch den Deckel. welcher als Auswuchs der Oberseite der Schlauchanlage (Fig. 1321) unterhalb der Blattspitze auftritt. Letztere ist also an der Deckelbildung nicht (wie bei Sarracenia) beteiligt, 2. durch die Ausbildung des Kannenrandes. Dort befindet sich ein Kragen, welcher als Aussteifung und als Gleitfäche für die durch die Honigdrüsen angelockten Tiere dient. Dieser Kragen ist aber nicht einfach der Rand der Kanne. Ein Querschnitt durch den oberen Teil einer jungen Kanne ist in Fig. 1323 abgebildet. Dabei sei bemerkt, daß die vom Deckel abgeschlossene Mündung der Kanne ursprünglich sehr schief verläuft, indem der untere Rand bedeutend tiefer liegt, als der obere, dem Deckel angrenzende. Der Deckel selbst ist in der Mitte eingefaltet. Die Faltstelle entspräche nach der BOWER'schen Auffassung der Verwachsungsstelle der beiden den Deckel bildenden Blattfiedern, eine Auffassung, welche man dadurch stützen könnte, daß tatsächlich der Deckel im Jugendstadium

öfters unten eine Einkerbung zeigt, wie das in der schematischen Fig. 1324 *II* angegeben ist. Der Außenrand der Kanne ist in diesem Entwicklungsstadium eingebogen. Der spätere Innenrand *Ri* (vgl. Fig. 1324 *II*) bildet sich als Auswuchs unterhalb des Außenrandes. Es werden früh schon an ihm die großen Honigdrüsen angelegt, welche für den Tierfang besonders bedeutungsvoll sind, weil die Oberfläche des Kragenrandes sehr glatt ist. Das Innere der Kanne gliedert sich in zwei Zonen: eine obere, durch Wachsübergang weißliche glatte Gleitzone und eine untere, in der die Wasser, Enzyme u. a. absondernden Drüsen sich befinden, die wir als umgebildete Honigdrüsen betrachten dürfen [1]).

Im übrigen sei auf die a. a. O. gegebene Schilderung verwiesen.

Cephalotus. Die sehr merkwürdigen Kannenblätter von Cephalotus treten im Wechsel mit gewöhnlichen Laubblättern auf — nicht selten findet man auch Mittelbildungen zwischen beiden, welche besonders deutlich zeigen, daß die Schläuche durch Einstülpung der Oberseite entstehen (Fig. 1326).

Äußerlich erinnern sie, namentlich durch ihren Deckel und ihren gerippten Kragen an die von Nepenthes. Aber wie früher hervorgehoben wurde [2]) entstehen sie anders als diese. Zwar der Anfang stimmt überein (Fig. 1325 *1*). Aber zum Deckel entwickelt sich der mit *d* bezeichnete untere Auswuchs der Blattspreite, während dieser bei Nepenthes und Sarracenia den vorderen Teil der Kannenwand liefert. Bei Cephalotus entsteht die ganze Kanne aus dem in Fig. 1325 links von *d* liegenden Teil der ausgestülpten Blattfläche. Sie dreht sich dann mit dem Stiel so, daß die Kannenmündung nach oben sieht. Die Kannen scheiden Wasser ab und zugleich (wie a. a. O. nachgewiesen wurde) eine antiseptisch wirkende Substanz, welche Schädigungen,

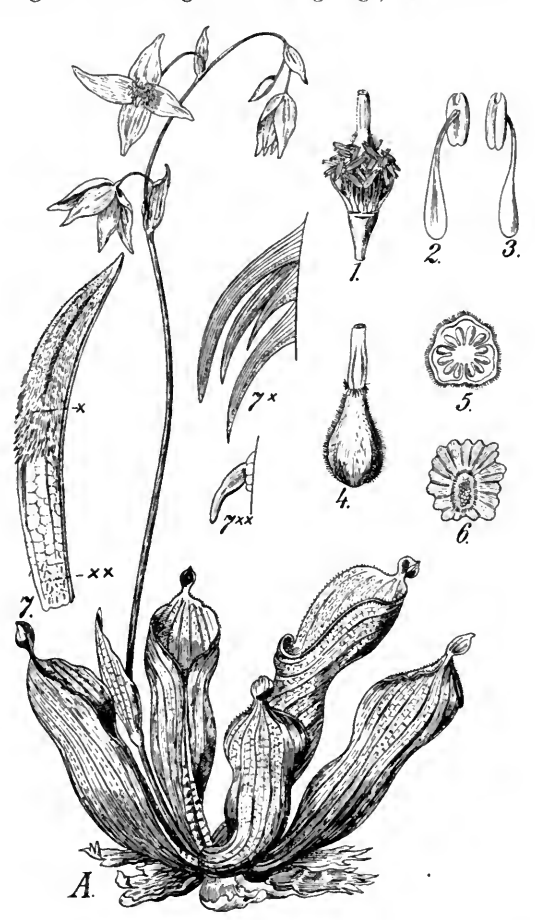


Fig. 1320. Heliamphora nutans nach BENTHAM. *A* Habitusbild, man sieht die Schlauchblätter und das Auseinandergehen der vorderen Leiste in zwei Flügel.

[1]) Vgl. K. STERN, Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. Flora 109 (1917), p. 212 ff.

[2]) Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 110 ff.

die sonst durch Fäulnis toter Tierkörper entstehen könnten, verhindern. Verdauende Enzyme sind bei Cephalotus so wenig nachgewiesen wie bei Sarracenia. Für die von mir früher geäußerte Vermutung, daß Cephalotus auch systematisch den Sarraceniaceen nahe stehen, haben die Untersuchungen von SCHWEIGER[1]) keine Anhaltspunkte ergeben, namentlich stimmen die Samenanlagen von Cephalotus in ihrem Bau nicht mit dem der Sarracenia überein. Es scheint also die Entwicklung der Schlauchblätter bei den Cephalotaceen unabhängig von der der Sarraceniaceen (und Nepenthaceen) vor sich gegangen zu sein, was um so eigentümlicher ist, als im Bau der Drüsen beide Formen sich in Übereinstimmung finden.



Fig. 1321. *1* Längsschnitt durch einen Samen von Nepenthes (wahrscheinlich N melamphora). *2* Keimpflanze derselben Nepenthes, *C* Kotyledonen, *S* Blattspitze. *3* Ältere Keimpflanze, deren Keimblätter unten schon einen blattartig verbreiterten Blattgrund besitzen. *4* Kanne von N. Rafflesiana. *5—7* Entwicklungsstadien, *Sp* Blattspitze, *D* Deckel, *K* Kanne, *S* Blattgrund. (Sämtlich aus GOEBEL, Pflanzenbiol. Schilderungen.)

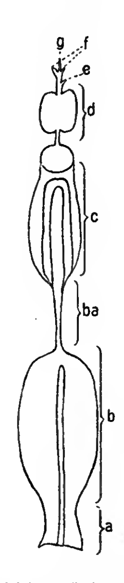


Fig. 1323. Schematische Darstellung eines Nepenthesblattes (N. Rajah) nach MACFARLANE. *a* Scheide, *b* „basale" Spreitenlappen, *ba* rankenförmiger Teil, *c* Kanne, die seitlichen Spreitenlappen oben mit einander „verwachsen", *d* Deckel, nach M. aus zwei Blättchen verwachsen, *g* Spitze.

3. Utriculariaceen. Schlauchblattbildung findet sich bei Genlisea und Utricularia (von welcher Polypomphoyx wohl kaum zu trennen ist)

[1]) J. SCHWEIGER, Vergleichende Untersuchungen über Sarracenia und Cephalotus follicularis betreffs ihrer etwaigen systematischen Verwandtschaft. Beihefte z. botan. Centralblatt, Bd. XXV (1909), Abt. IV.

während Pinguicula einfache, flache Blätter aufweist. Scheinbar sind die Schlauchblätter bei beiden sehr verschieden. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, daß sie nahe miteinander verwandt sind[1]). Beide sind Epiascidien. Bei Utricularia wird aus der jungen Anlage ein Schlauch, dessen Öffnung mit einer Klappe verschlossen ist (Fig. 1324).

Diese entsteht aus der Spitze des zum Schlauch umgebildeten Blatteiles und ruht auf einem Widerlager *W*. Die Klappe öffnet sich leicht nach innen, läßt aber nichts mehr heraus. Wie sie im einzelnen funktioniert ist noch unklar[2]) — man sieht nur, daß ein Tier, das an die Klappe anstößt, rasch im Innern der Blase verschwindet, wobei die Blase eine Gestaltveränderung erfährt. Diese weist darauf hin, daß im Innern der nüchternen Blase ein negativer Druck herrscht, der sich auch darin ausspricht, daß die Seitenwände der Blase nach außen konkav sind.

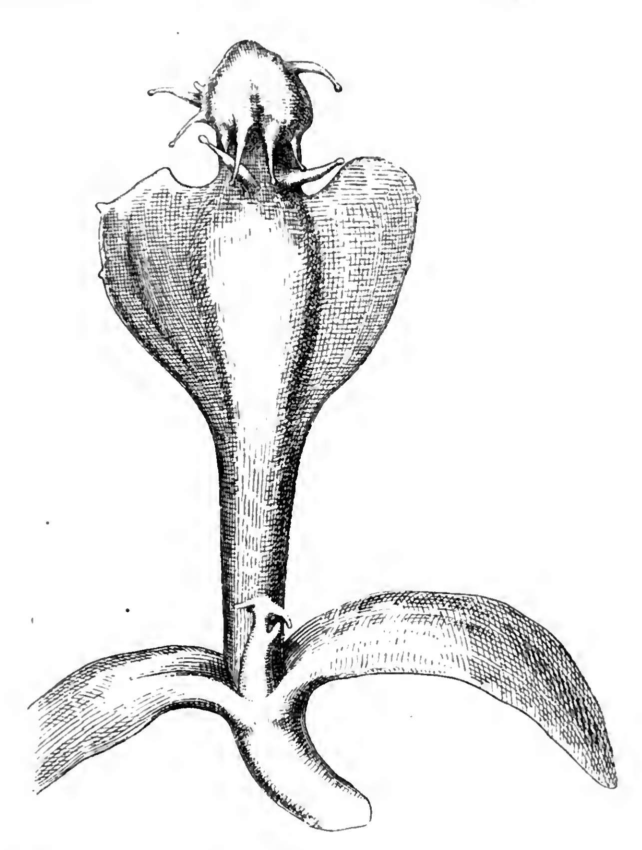


Fig. 1322. Keimpflanze von Nepenthes ampullaria nach K. Stern, mehrf. vergr. Die Kanne beansprucht beinahe das ganze Blatt, sie zeigt rechts und links einen breiten Flügel.

Die Blase ist aber durch die Klappen hermetisch verschlossen, wozu

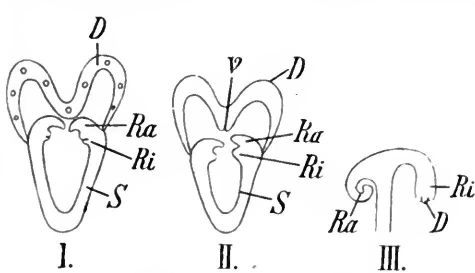


Fig. 1324. Nepenthes. *I* Querschnitt durch den Deckel (*D*) und Schlauch (*S*) einer jungen Kanne, deren Mündung noch stark schief ist. *Ra* äußerer, später zurückgeschlagener Rand, *Ri* Anfang des inneren, später mit Honigdrüsen besetzten *II* Schematische Figur für die Annahme einer Verwachsung des Deckels (bei *v* aus zwei Fiedern). *III* Längsschnitt durch den „Kragen" eines Schlauchblattes, *D* Honigdrüse.

[1]) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen. Bezüglich des feineren Baues der Blasen sei auf die dort gegebene Darstellung sowie auf die Arbeiten von Luetzelburg und Merl verwiesen. Hier handelt es sich nur um die gröbsten Gestaltungsverhältnisse.

[2]) Vgl. Fr. Brocher, Le problème de l'Utriculaire, Annales de Biologie lacustre, T. VI, Bruxelles 1911.

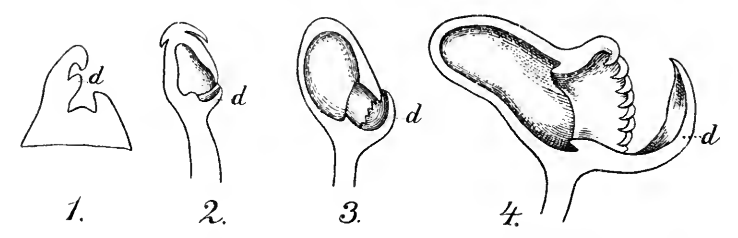


Fig. 1325. Cophalotus follicularis, Entwicklung der Kannenblätter (nach Eichler, teilweise anders orientiert). *d* Auswuchs der Blattoberseite, dessen oberer Teil hier zum Deckel wird.

auch die reichliche Schleimbildung am Blaseneingang beitragen mag. Wenn dieser hermetische Verschluß durch eine Gestaltveränderung der Klappe [1]) infolge einer Berührung zeitweilig aufgehoben wird, wird ein Tier oder ein sonstiger Gegenstand, der am Blaseneingang liegt, in die Blase hineingepreßt. Ein Entrinnen ist unmöglich, da die Klappe sofort wieder in die Verschlußstellung übergeht.

Fig. 1326. Cephalotus follicularis. Mittelbildung zwischen einem Schlauch- und einem gewöhnlichen Blatte; auf der Blattoberseite befindet sich eine Einsenkung, das Batt ist nach Erreichung des in Fig. 1325 *I* abgebildeten Stadiums ohne weitere Gestaltveränderung weitergewachsen.

Vielfach bilden sich an der — der Blattunterseite entsprechenden — Außenseite der Utriculariablasen Auswüchse, bei manchen derart, daß auf die Klappe ein Trichter zuführt, der innen mit schleimabsondernden Haaren besetzt ist.

Die Genliseaschläuche sind schon kurz besprochen worden (p. 1). Es wurde erwähnt, daß sie der wurzellosen Pflanze als Haftorgane im Boden (sie erreichen beträchtliche Längen) und außerdem als Tierfallen dienen.

Von den Utriculariablasen unterscheiden sie sich gestaltlich dadurch, daß sie seitlich zwei lange, schraubig gewundene Arme bilden, welche für die Verankerung im Boden von Bedeutung sein dürften (A und A_1 Fig. 1327, *IV* u. *V*). Diese Arme

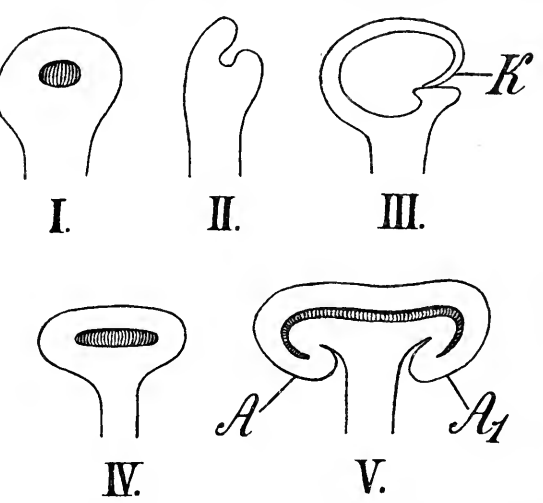


Fig. 1327. Schema für die Entstehung der Schlauchblätter von Utricularia (*I—III*) und Genlisea (*IV* u. *V*). *I*, *IV* in Flächenansicht (Höhlung schraffiert), *II* u. *III* im Längsschnitt, *K* Klappe, A, A_1 die beiden „Arme" von Genlisea.

[1]) Ob diese erfolgt durch einen mechanischen Anstoß oder eine „Reizbarkeit" ist nicht bekannt. Wenn man auch zunächst die erstere Möglichkeit für die wahrscheinlichere halten wird, so sei doch daran erinnert, daß auch die Blätter mancher Pinguicula-

entstehen wie Fig. 1327 zeigt durch seitliches Auswachsen, gewissermaßen eine Gabelung des oberen Teiles der Schlauchanlage. Daß diese zartgebauten Gebilde durch ihre Drehung im Substrat leichter vordringen können als wenn sie gerade wären, ist anzunehmen. Ermöglicht wird ihre Ausbildung durch lange andauerndes Spitzenwachstum.

Der Tierfang erfolgt — abgesehen von der Anlockung durch Schleimbildung — auf andere Weise als bei Utricularia — es ist kein Klappventil vorhanden. Vielmehr befinden sich im Innern der Schläuche eine Anzahl übereinander gestellter Ringe von Reusenhaaren [1]) (in einem Falle zählte ich 40 solcher Ringe), welche nach abwärts größer sind und ein Verlassen der Schläuche unmöglich machen. Die Tiere landen in dem kleinen basalen Kesselteil der Schläuche und gehen dort zugrunde.

§ 27. Schlauchblätter in Blüten.

Auch in Blüten tritt Schlauchblattbildung nicht selten ein. So — abgesehen von den oben erwähnten „Sporn“bildungen — bei den Honigblättern der Ranunculaceen. Äußerlich haben diese recht verschiedene Gestalt. Die becherförmigen Honigblätter von Helleborus haben mit den Blumenblättern von Ranunculus, die großenteils flach sind und nur vorn auf der Basis eine kleine von einer Schuppe überragte Nektargrube aufweisen, wenig Ähnlichkeit. Noch eigentümlicher sind die Honigblätter von Aconitum. Sie tragen auf einem ziemlich langen Stiel ein füllhornartiges Gebilde.

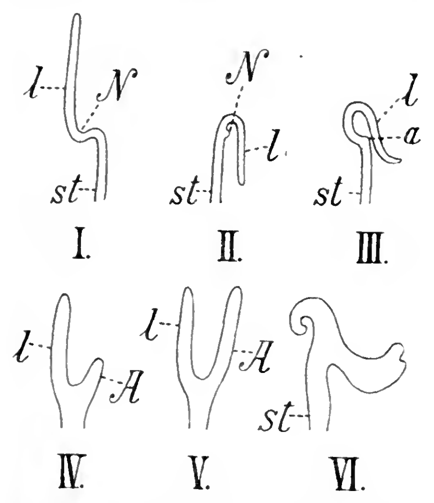


Fig. 1328. Schema für die Entwicklung der Honigblätter von Trollius (*I*). Aconitum (*II*, *III*, *VI*), Helleborus jung (*IV*) und alt (*V*). *l* Lamina, *st* Stiel, *N* Nektarium, *A*, *a* Auswuchs.



Fig. 1329. Ranunculus Steveni. Blumenblatt (3×). Unten von einer „Schuppe“ bedecktes Nektarium, in welchem sich zahlreiche Hefezellen befinden.

Alle diese Formen lassen sich auf zwei nicht scharf voneinander trennbare Reihen zurückführen. Bei beiden findet eine Einstülpung der

Arten eine Reizbarkeit für Reibung (und chemische Einflüsse) besitzen. Allerdings geht die Reizbewegung (Einrollung des Blattes bzw. Blattrandes nach oben) nur langsam vor sich, während es sich bei der Gestaltveränderung der Utriculariaklappen um eine rasch verlaufende Bewegung handeln muß.

[1]) Bezüglich der Einzelheiten des höchst merkwürdigen Baues vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen.

Blattoberseite statt. Im einen Falle aber bleibt es bei dieser, im anderen kommt noch ein Auswuchs der Blattoberseite unterhalb der Einstülpung dazu.

1. Trollius — Aconitum. Im Schema bezeichnet *I* einen Längsschnitt durch ein Honigblatt von Trollius. Die honigabsondernde Einstülpung *N* ist nur wenig tief. Denken wir uns den oberen Teil der Lamina *l* nach unten gebogen, so erhalten wir die sonderbaren Honigblätter von Aconitum, bei denen ein ziemlich langer Stiel entwickelt ist. Dieser gewinnt eine größere Biegungsfestigkeit durch Einbiegung seiner Ränder. Am Eingang des Sporns bei *a* findet sich auf der Innenseite rechts und links ein faltenartiger Vorsprung, welcher den Eingang verengt.

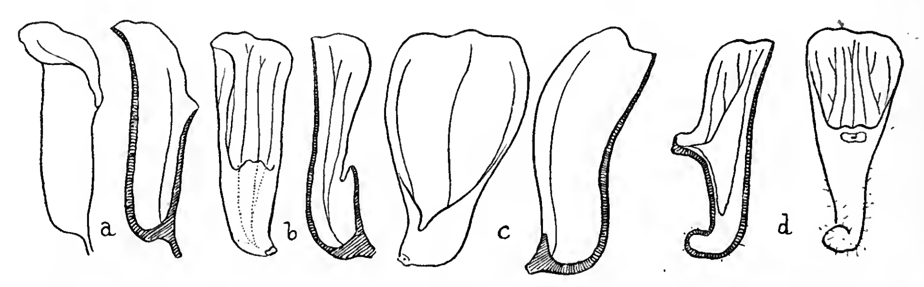


Fig. 1330. (Nach Scheidinger.) *a* Honigblätter von Isopyrum anemonoides, *b* von I. adoxoides, *c* von J. grandiflorum, *d* Aquilegia (hispanica).

2. Helleborus — Ranunculustypus. Durch Bildung des Auswuchses *A* entsteht ein Honigblatt, das je nach dem gegenseitigen Verhalten von *A* und *l* sehr verschieden aussehen kann. Bei Ranunculus bildet *A* eine meist kleine Schuppe vor dem als Blumenblatt entwickelten Teile *l*, bei Helleborus sind *l* und *A* annähernd gleich hoch und bilden, da sie allseitig zusammenhängen, einen Becher. Bei Ranunculus ist der „Stiel“ so gut wie gar nicht entwickelt. Auch bei den anderen streckt er sich verhältnismäßig erst spät. Bei Isopyrum (Fig. 1330) schwankt die Gestalt innerhalb der Arten. Bei Aquilegia erhält das Honigblatt nach unten noch eine Aussackung (Fig. 1330 *d*).

So läßt sich die Homologie der einzelnen Teile, die bei den fertigen Honigblättern wohl nicht ohne weiteres zutage tritt, deutlich verfolgen. Man kann aber auch die Beziehungen der beiden oben unterschiedenen Typen noch genauer feststellen.

Untersucht man die Entwicklungsgeschichte der becherförmigen Honigblätter von Helleborus (benützt wurde Helleb. foetidus), so sieht man, daß das junge Honigblatt (Fig. 1328 *IV*) die Gestalt hat, welche das von Trollius zeitlebens behält, d. h. es tritt zunächst nur eine Einsenkung auf der Oberfläche auf, der Auswuchs *A* bildet sich erst später. Würde die Honigblattanlage in dieser Gestalt weiter wachsen, so entstünde ein Trollius-Honigblatt. Statt dessen aber erhebt sich der Auswuchs *A* und man kann ihn später von der eigentlichen Blattfläche *l* kaum mehr unterscheiden. Wir sehen also, daß auch hier durch einfache Wachstumsverschiedenheiten aus derselben Anlage recht verschiedene Gebilde werden können.

Schon die Schlauchblätter können den gewöhnlichen Laubblättern gegenüber, ebenso wie z. B. viele Kotyledonen, als „umgebildete“ Blätter bezeichnet werden, da sie — obwohl sie teilweise auch als Laubblätter tätig sind — doch in Gestalt und Funktion von diesen abweichen. Zu-

gleich geht schon aus dem über diese Mitgeteilten hervor, daß scharfe Grenzen zwischen typischen und umgebildeten Blättern sich nicht ziehen lassen. Das zeigt sich auch, wenn wir einige andere Gruppen umgebildeter Blätter betrachten. Wir beschränken uns dabei auf die am meisten verbreiteten.

§ 28. **Vorblätter.**

Die „Vorblätter" sind charakterisiert durch ihre Stellung. Wir finden sie — wenn sie überhaupt vorkommen — bei den Dikotylen meist in Zweizahl an der Basis der Seitensprosse, bei den Monokotylen wird gewöhnlich ein Vorblatt angenommen, welches auf der dem Muttersproß zugekehrten Seite des Tochtersprosses steht („adossiert" ist) (Fig. 1331). Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß auch bei manchen Monokotylen das Vorblatt aus zwei Blättern verwachsen ist[1]), bei anderen wird es, wie das Auftreten eines Achselsprosses von seiner Mediane zeigt, für ein Blatt „gerechnet". Die Frage, ob bei den Monokotylen ein oder zwei Vorblätter anzunehmen seien, ist nicht nur für die Beziehungen zwischen ihnen und den Dikotylen, sondern (wie Verf. früher hervorhob[2])) auch für die nach der Auffassung des Kotyledon der Monokotylen von Interesse. Mit der Stellung der Vorblätter hängt es offenbar zusammen, daß sie — abgesehen von Fällen, wo sie besonderen Leistungen angepaßt sind — meist nur geringe Größe erreichen und sehr einfach gestaltet sind, so daß man sie vielfach (selbst in neuerer Zeit) mit Nebenblättern verwechselt hat, von denen sie aber durch ihren Ursprung sich ohne weiteres unterscheiden.

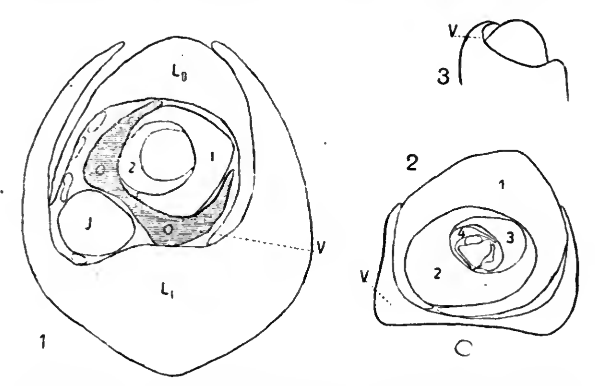


Fig. 1331. Querschnitt durch einen Sproß von Sagittaria natans nach E. RÜTER. Die Infloreszenz *J* ist terminal. An ihr stehen zwei Blätter L_I und L_{II}, L_{II} hat einen Achselsproß hervorgebracht, von welchem das mit *v* bezeichnete („adossierte") Vorblatt schraffiert ist.

Ihre Funktion ist offenbar von verschiedener Bedeutung. Wo sie sehr klein sind, wird höchstens in Betracht kommen, daß sie sonst freie Zwischenräume zwischen Deckblatt und Achselknospe ausfüllen. Vielfach aber sind sie als Knospenschutz von größerer leicht ersichtlicher Bedeutung.

Einen einfachen Fall zeigt Fig. 1332 von Aristolochia elegans. Hier ist nur ein Vorblatt vorhanden, es umfaßt zunächst die Knospe des Achselsprosses und unterscheidet sich von dessen späteren Blättern durch seine geringere Größe, die weniger intensiv grüne Färbung der Spreite und die fast vollständige Unterdrückung des Stieles, ein interessantes

[1]) Vgl. z. B. GOEBEL, Über den Bau der Ährchen und Blüten einiger Cyperaceen. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg VII, p. 120 und Flora, 81. Bd., p. 28. E. RÜTER, Über Vorblattbildung bei Monokotylen, Flora 110 (1918), p. 193 ff. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Flora 92 (1903), p. 306.

Beispiel der auch bei manchen Hochblättern wahrnehmbaren Tatsache, daß an Blättern, deren Funktion namentlich die des Knospenschutzes ist, die Stielbildung unterdrückt wird. Man könnte das Vorblatt hier bei oberflächlicher Betrachtung mit einer Axillarstipel des Stützblattes verwechseln [1]).

Wo zwei Vorblätter sich finden, sind sie schon durch ihre Stellung (sie füllen die Lücken zwischen der Sproßachse und dem Stiel des Tragblattes aus) in den ersten Stadien der Knospenentwicklung zu deren Abschluß nach unten geeignet.

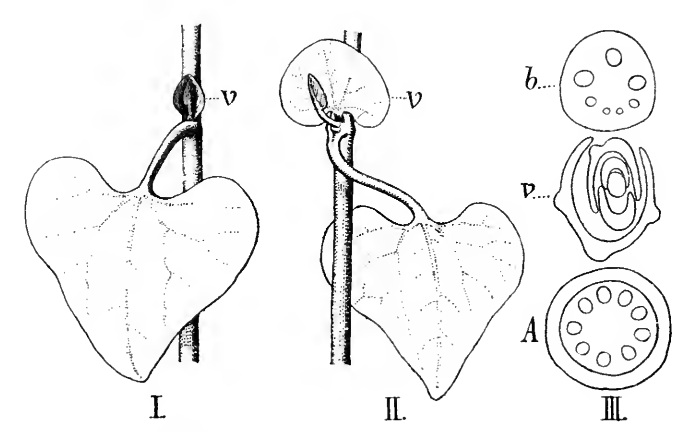


Fig. 1332. Aristolochia elegans. *I*, *II* Blätter mit Achselsprossen, *v* deren Vorblatt, welches bei *I* den Achselsproß noch großenteils einschließt, *III* Querschnitt, *A* Sproßachse, *b* Stützblatt.

Bei überwinternden Knospen sind sie von anderen Knospenschuppen äußerlich meist nicht zu unterscheiden. Zuweilen wird die ganze „Knospendecke“ allein von den Vorblättern geliefert, so bei den Salix-Arten, wo sie zu einer derben Schuppe miteinander „verwachsen“ sind. Bei anderen Pflanzen zeichnen sie sich aus durch ihre frühzeitige, der der übrigen Achselknospe vorauseilende Entwicklung. So bei Solanum tuberosum sind die Vorblätter sehr unsymmetrisch, ihre hintere Hälfte ist kaum ausgebildet, und damit steht offenbar auch ihre gegen die Achse des Hauptsprosses hin gerichtete Biegung in Beziehung.

Von besonderen Funktionen angepaßten Vorblättern sei genannt das Flügelblatt der Lindeninfloreszenz, welches die junge, bei der Entfaltung nach abwärts gebogene Infloreszenz zunächst von oben deckt und, dann herangewachsen, einen, freilich nicht sehr vollkommenen Flugapparat für die Frucht darstellt, aber auch während der Fruchtreife eine physiologische Bedeutung hat, auf welche bei Besprechung der Fruchtbildung zurückzukommen sein wird.

Die Vorblätter einiger Cyperus-Arten, z. B. die von Cyperus alternifolius, dienen als Schwellkörper, welche bedingen, daß die Laubblätter nach der Entfaltung horizontal von der Achse abstehen. Dies ist am deutlichsten zu beobachten bei den nicht zur Blütebildung gelangenden Sprossen dieser Pflanze (Fig. 1396 *II*). Man bemerkt in der Achsel der Laubblätter fleischige, nach oben zugespitzte Körper, welche das Blatt in seine horizontale Stellung gebracht haben. An der Bildung dieser Schwell-

[1]) Bei den Aristolochia-Arten, bei denen die Achselknospen durch den Blattgrund des Tragblattes geschützt sind, fehlt auch die eigentümliche Ausbildung des Vorblattes.

körper ist fast ausschließlich das fleischige Vorblatt des Achselsprosses beteiligt (vgl. den in Fig. 1396 *III* abgebildeten Querschnitt), auch die Basis der Laubblätter ist übrigens (was in der Abbildung nicht deutlich hervortritt) an beiden Enden etwas fleischig angeschwollen.

Die zu Ranken umgebildeten Vorblätter der Cucurbitaceen sollen zusammen mit der Rankenbildung besprochen werden.

§ 29. **Niederblätter.**

Die Bezeichnung Niederblätter (von C. Schimper herrührend) bezieht sich zunächst auf die Blattbildung an unterirdischen Sprossen. Wir finden

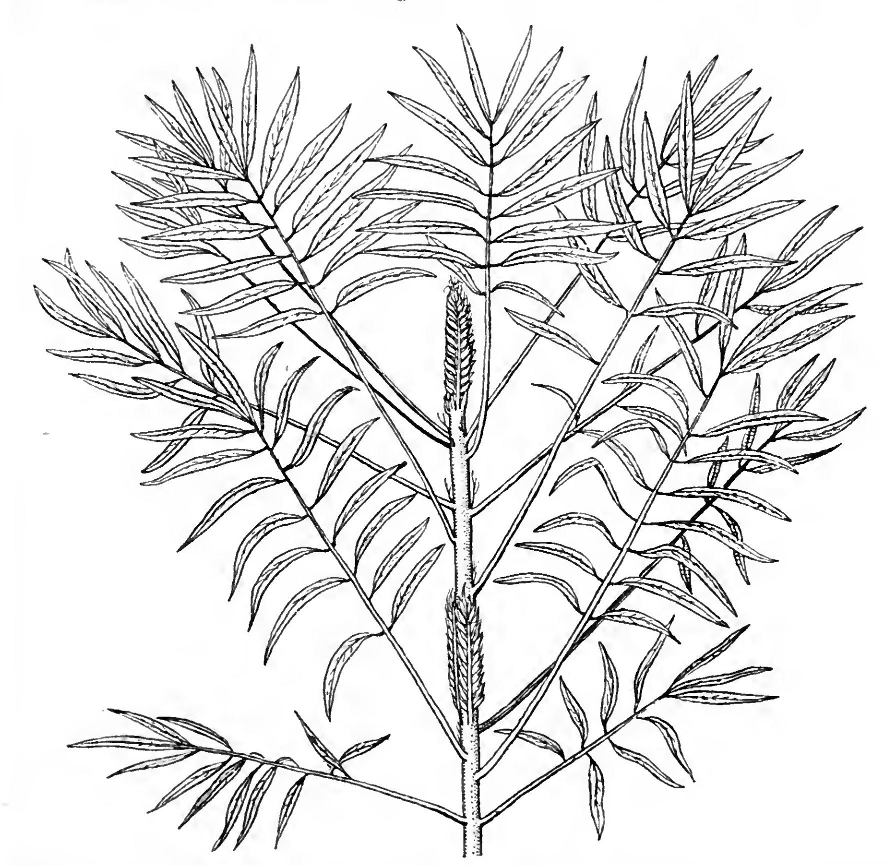


Fig. 1333. Talisia princeps Oliv. (= Brownea erecta Hort.) Sproßende, verkl., mit Laubblättern und aufrechten gefiederten Niederblättern.

die Blätter hier, wo sie als Assimilationsorgane nicht in Betracht kommen können, wesentlich einfacher gestaltet als an oberirdischen Teilen. Meist haben sie die Gestalt einfacher Schuppen, deren Funktion im Schutze des Vegetationspunktes besteht. Bei manchen Pflanzen werden sie auch zur Aufbewahrung von Reservestoffen benützt, worauf in einem besonderen Abschnitt hinzuweisen sein wird.

Mit diesen Blattbildungen stimmen ihrer Bildung und Funktion nach an oberirdischen Teilen diejenigen, die man als Knospenschuppen, Knospen-

decken oder Tegmente bezeichnet, so sehr überein, daß man auch sie mit demselben Namen bezeichnet hat, der insofern auch hier nicht ganz sinnlos ist, als diese Blattgebilde bei einem aufrecht wachsenden Sproß in der unteren, „niederen" Region des Jahrestriebes stehen, auf sie folgen erst die Laubblätter.

Daß die Niederblätter aus einer Umbildung von Laubblattanlagen hervorgehen, läßt sich mit aller Sicherheit nachweisen[1]) durch Entwicklungsgeschichte, Übergangsformen und das Experiment. Es wurde deshalb auch die Niederblattbildung früher (p. 315) als einfaches Beispiel für die Umbildung einer Organanlage benutzt.

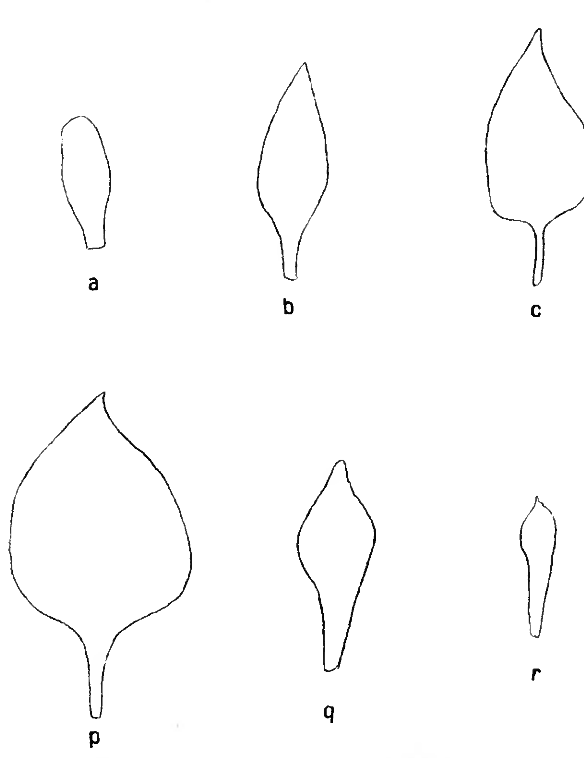


Fig. 1334. (Nach NEESE.) *a—c* Übergangsformen von Niederblättern zu Laubblättern bei Syringa vulgaris; *p*, *q*, *r* desgleichen von Laubblättern zu Hochblättern eines Blütenstandes.

Diese Umbildung kann auf dreifache Weise vor sich gehen: entweder sie betrifft die ganze Blattanlage, die unter mehr oder minder tiefgreifenden Umänderungen zum Niederblatt wird, oder die Spreite verkümmert, und die Nebenblätter bilden sich zu Knospenschuppen aus, oder das Niederblatt geht aus dem Blattgrund hervor, die Blattspreitenanlage verkümmert, der Blattstiel wird nicht gebildet.

A. Ein besonders lehrreiches Beispiel bietet Talisia princeps, weil die Niederblätter von den Laubblättern sehr wenig unterschieden sind. Letztere sind gefiedert. Dieselbe Gliederung weisen auch die Niederblätter auf, die aber, ehe sie die gewöhnliche Laubblattgröße erreichen und ehe sie sich ausbreiten, vertrocknen und so eine aufrechte Hülle um die Knospe bilden. Der Schutz dieser Hülle ist allerdings kein sehr ausgiebiger; bei Pflanzen, deren Knospen mehr der Gefahr des Vertrocknens (und Erfrierens) ausgesetzt sind, finden wir den Knospenschutz entsprechend verstärkt. Es gehören hierher z. B. Syringa (vgl. Fig. 1334) und einige andere Oleaceen, z. B. Ligustrum und Forsythia. Man könnte auch Salix hierher rechnen, deren Knospendecken aus der „Verwachsung" von zwei Vorblättern hervorgehen.

---

[1]) GOEBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung, 1880. Vergl. Entw.-Gesch., p. 243 ff.

B. Auch hier gibt es Übergänge zu dem gewöhnlichen Verhalten. Bei Alnus wird der Schutz der Knospen gewöhnlich [1]) durch drei Schuppen gebildet, diese sind Nebenblätter (zwei dem äußersten Blatte der Knospe, eines dem zweiten angehörig). Die zugehörigen Laubblattanlagen sind wohlentwickelt und entfalten sich später.

Bei Magnolia verhalten sich die einzelnen Arten verschieden. Die Knospen werden stets durch die Stipulae gedeckt; bei Magn. fuscata verkümmert das zugehörige Blatt meist, gelegentlich findet man es entwickelt, bei anderen Arten, z. B. M. Campbelli [2]), M. Umbrella, gehören die Schutzstipeln einem funktionierenden Blatte an.

Bei anderen Holzgewächsen, namentlich bei Quercus und Fagus, sollen nach den Angaben der beschreibenden Botanik zwar die Knospen von Stipelpaaren geschützt, aber die zugehörigen Laminaranlagen bei den äußeren nicht ausgebildet sein. Ich habe (Vergl. Entwicklungsgeschichte, p. 244) darauf hingewiesen, daß dem die Entwicklungsgeschichte entgegenstehe, und daß in der Tat die Laminaranlage als kleines, ungestieltes Spitzchen zwischen den zwei zu ihr gehörigen Nebenblättern stehe (nur die beiden ersten Blätter der Knospe, die Vorblätter, sind einfache Gebilde). Dasselbe gab später Beijerinck an [3]), während E. Schmidt [4]) die Blattrudimente nicht finden konnte, wahrscheinlich weil sie zur Zeit der Untersuchung schon abgefallen waren. Ich fand an Mikrotomschnittreihen meine alte Angabe bestätigt. Wir sehen, daß es sich bei dieser Art von Knospenschuppen um eine Hemmung der Laubblattanlage und eine etwas abweichende Ausbildung der Nebenblätter handelt.

Analoge Vorgänge finden sich übrigens auch bei krautigen Pflanzen, so bei den unterirdisch wachsenden Sprossen von Humulus Lupulus.

C. Im Grunde nur wenig davon abweichend ist die dritte Kategorie der Niederblätter, betreffs deren ich die frühere Zusammenfassung (Vgl. Entwicklungsgesch., p. 246 ff.) hier wiederhole.

Betrachtet man im Frühjahr eine austreibende Knospe von Acer Pseudoplatanus, so findet man als unterste Knospenschuppen kleine, von breitem Grunde nach oben verschmälerte und mit einem kleinen schwarzen Spitzchen (*L* Fig. 1335 *7 A*) endigende Gebilde. Die derb-lederartigen Schuppen werden von sehr schwach entwickelten Gefäßbündeln durchzogen. Die weiter nach oben stehenden Knospenschuppen sind größer, saftig, und an ihrer Spitze findet man zuweilen eine kleine Blattlamina. Auch das schwarze Spitzchen der untersten Knospenschuppen erweist sich bei näherer Untersuchung (Fig. 1335 *7 B*) als eine verkümmerte Blattlamina, die der Knospenschuppe aufsitzt. Vergleicht man die in der Fig. 1335 *7* abgebildete Knospenschuppe mit einer jungen Laubblattanlage zur Zeit vor der Stielbildung, so springt die Übereinstimmung der beiden Gebilde in die Augen. Die Knospenschuppe stellt den Blattgrund dar, der hier nur beträchtlich stärker entwickelt ist als am Laubblatt, die Blattspreite verkümmert. Sie hat schon zwei Seitenglieder angelegt, deren Entwicklung am Laubblatt in basipetaler Folge vor sich geht.

[1]) Gelegentlich befindet sich außerhalb derselben noch ein unentfaltet bleibendes Laubblatt.

[2]) Hooker, Flora indica, p. 73.

[3]) Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Natuurk. Verh. der Koninkl. Akad. XXII, p. 17.

[4]) E. Schmidt, Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochblätter. Auch Lubbock (On buds and stipules) hat die Blattrudimente nicht gefunden; er gibt z B. bei der Eiche (p. 138) von den Stipeln an: „There are sometimes more than forty, or twenty pairs, before those containing the first leaf“ Bei den vorhergehenden Paaren sind die Laminaranlagen eben frühzeitig verkümmert.

Würde die Laubblattanlage sich zu einem Laubblatt weiter entwickeln, so ginge die Anlegung der Seitenglieder der Blattlamina noch weiter und zwischen Spreite und Blattgrund würde der Blattstiel eingeschoben. Der Übergang von den Schuppenblättern zu den auf diese folgenden Laubblättern ist übrigens ein plötzlicher: auf das letzte große Schuppenblatt folgt direkt das erste Laubblatt.

Prunus Padus besitzt Blätter, die, wie dies in dem Verwandtschaftskreise der Rosaceen allgemein der Fall ist, mit Nebenblättern versehen sind. Diese sind aber nicht, wie irrigerweise behauptet wurde, an den Knospen zu Knospenschuppen ausgebildet, sondern die Knospenschuppen gehen auch hier aus dem Blattgrunde hervor. Interessant ist der allmähliche Übergang von den äußeren kleinen Knospenschuppen (der Seitenknospen) zu den inneren, größeren.

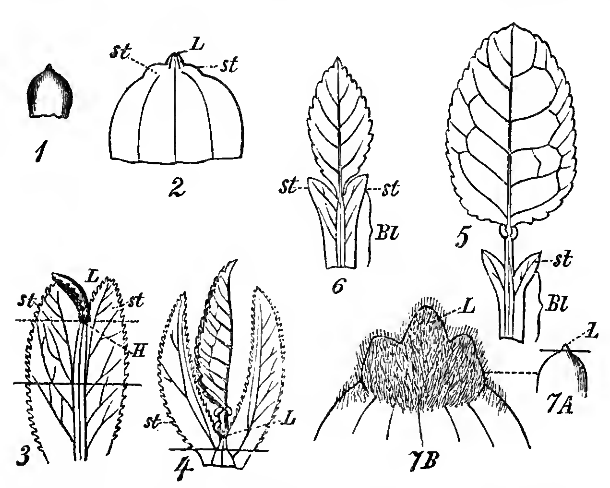


Fig. 1335. *1—6* Prunus Padus. *1* und *2* Knospenschuppen, *2* schwach vergrößert. *L* verkümmernde Anlage der Blattspreite. *st* Anlagen der Stipulae, die auf dem erweiterten, zur Schuppe entwickelten Blattggrunde sitzen. *3* Eine der obersten Schuppen einer sich entfaltenden Knospe, die drei Gefäßbündel, welche den Blattgrund durchziehen, haben sich verzweigt. *st* Stipulae. *4* junges Laubblatt. *5*, *6* Mittelstufen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen (betr. der Entstehung derselben s. den Text). *7* Knospenschuppe von Acer Pseudoplatanus. *L* die verkümmernde Spreitenanlage bei *A* in nat. Größe.

Die Mittellinie der Schuppen ist durchzogen von einem Strange gestreckter Zellen, der aber weder Gefäße noch Tracheiden enthält. Solche finden sich erst in den weiter oben stehenden Schuppen (z. B. Fig. 1335 *2*), zuerst sehr klein und in geringer Anzahl, später mehr entwickelt. Und zwar sind es jetzt drei Stränge, ein medianer und zwei seitliche (Fig. 1335 *2*), welche die Schuppe durchziehen. Diese endet wie die von Acer in ein Spitzchen (*L*), welches die verkümmerte Laminaranlage darstellt. Bei Schuppen, wie die in Fig 1335 *2* abgebildete, findet man rechts und links von dieser verkümmerten Spreitenanlage eine Einkerbung (s. Fig. 1335 *2*), die erste Andeutung der Stipulae. Diese finden sich bei den untersten Knospenschuppen noch nicht: die letzteren sind hervorgegangen au sder Umbildung von Laubblattanlagen, deren Blattgrund noch keine Nebenblätter angelegt hatte. Die weiter oben stehenden Blattanlagen dagegen erleiden die Umbildung erst auf einem späteren Stadium, wo die Stipulae schon angelegt und mehr oder weniger weit entwickelt sind. Die Fig. 1335 *3* stellt eine Knospenschuppe dar, bei welcher dies der Fall ist. Der Blattgrund, welcher die Knospenschuppe bildet, ist hier sehr entwickelt, von den drei ihn durchziehenden Gefäßbündeln gehen Äste in den erweiterten Blattgrund ab. Diese Äste finden sich in dem sehr wenig entwickelten Blattgrunde des Laubblattes nicht, eine Tatsache, die insofern von Interesse ist, als sie uns zeigt, daß das Auftreten von Gefäßbündeln in morphologischen Fragen immer ein sekundäres Moment ist. Wo ein Organ sich etwas umfangreicher entwickelt, da treten auch die entsprechenden Gefäßbündel ein. Es

wäre aber verfehlt, von der Gefäßbündelverteilung aus, wie dies vielfach geschehen ist, Rückschlüsse auf die Natur des betreffenden Organs machen zu wollen. In der Fig. 1335, *4* ist zum Vergleich mit den Knospenschuppen ein junges Laubblatt abgebildet, dessen Stiel noch kurz ist. Auch hier treten vom Stamm in den Blattgrund drei Gefäßbündel ein, von denen jedes der beiden seitlichen einen Ast in die betreffende Stipula abgibt, durch den Querstrich ist die betreffende Stelle in der Knospenschuppe angedeutet.

Bei solchen Holzgewächsen, welche Endknospen besitzen, ist der Übergang von den Laubblättern zu den Niederblättern (den Knospenschuppen) gewöhnlich kein unvermittelter. Bei der Roßkastanie z. B. ist die Lamina des letzten, der beschuppten Knospe vorausgehenden Blattes oft auf ein Teilblättchen und die Rudimente von zwei anderen reduziert, ähnlich bei Juglans regia [1]), den Acer-Arten usw. Auch bei Prunus Padus sind bei den ersten Knospenschuppen die Laminaranlagen größer, der Blattgrund kleiner als bei den folgenden. Ich erwähne hier diesen Umstand, weil er in gleicher Weise auch bei solchen Pflanzen vorkommt, die keine Knospenschuppen bilden, z. B. Lycopodium-Arten, Juniperus, Araucaria. Auch hier sind die gegen das Ende der Vegetationsperiode hin gebildeten Blätter kleiner und stimmen darin mit den Mittelformen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen an den erwähnten Bäumen überein. Wir können uns vorstellen, daß ursprünglich alle Gewächse keine Knospenschuppen besaßen, sondern nur verkümmerte oder kümmerliche Laubblätter bei abnehmender Vegetationskraft hervorbrachten, und daß durch sehr einfache Wachstumsvorgänge aus diesen Verkümmerungsformen dann die Knospenschuppen entstanden. Tatsächlich haben wir einen derartigen Fall ja oben für Talisia princeps kennen gelernt.

Daß die Knospenschuppen aus Laubblattanlagen hervorgegangen sind, läßt sich nicht nur auf vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Wege, wie das oben geschehen ist, nachweisen, sondern auch experimentell. Man kann nämlich die sonst im gewähnlichen Verlaufe der Entwicklung zu Knospenschuppen werdenden Laubblattanlagen veranlassen, wirklich zu Laubblättern zu werden. Es geschieht dies, wenn man die für das nächste Jahr nach ihrer Bildung zum Austreiben bestimmten Knospen nötigt, schon in dem Jahre ihrer Anlegung auszutreiben und zwar zu einer Zeit, wo die Knospenschuppen noch in der Anlegung begriffen sind. Dies wird erreicht, indem man einen jungen Sproß entweder entgipfelt oder entlaubt. In beiden Fällen (betreffs der Einzelheiten vgl. a. a. O.) werden dadurch die Seitenknospen zum Austreiben veranlaßt und entwickeln nun keine Schuppenblätter, sondern Laubblätter mit vollständig entwickelter, wohlausgebildeter Blattspreite, Blattstiel und einem Blattgrunde, der ebenfalls vollständig mit dem der gewöhnlichen Laubblätter übereinstimmt. Es fehlt aber auch nicht an Mittelstufen zwischen Laub- und Niederblättern. Solche Mittelstufen sind in der Fig. 1335 *5* und *6* dargestellt. Die der Fig. *6* zeichnet sich dadurch aus, daß sie einen erweiterten Blattgrund mit klein gebliebenen Nebenblättern (*st*), keinen Blattstiel trägt. Fig. *5* dagegen nähert sich, wie ohne weitere Beschreibung erhellt, schon viel mehr einem normalen Laubblatt, von dem sie sich nur durch die stärkere Entwicklung des Blattgrundes unterscheidet. Diese beiden Blattbildungen wären bei ungestörter Vegetation zu kleinen Knospenschuppen, wie die in Fig. 1335 *1* abgebildete, oben beschriebene, geworden. Sie sind veranlaßt worden, sich zu Laubblättern zu entwickeln, zu einer Zeit, wo die Laubblattanlage schon begonnen hatte, sich zur Knospenschuppe durch Erweiterung des Blattgrundes auszubilden, ein Verhältnis, das, wenn einmal vorhanden, nicht mehr rückgängig

[1]) Vgl. das Nähere Bot. Zeitung 1880, p. 775.

gemacht werden kann, sondern durch die verstärkte Stoffzufuhr, welche das Austreiben der Knospe veranlaßt, zunächst noch gesteigert wird. So ist es bei dem in Fig. 1335 *6* abgebildeten Blatte, wo der Blattgrund ganz übereinstimmt mit der Knospenschuppe Fig. *3*, obwohl letztere eine der obersten Knospenschuppen einer normal austreibenden Knospe, letztere aber das unterste Blatt einer künstlich zum Austreiben veranlaßten Knospe ist. Die Gestaltungsursachen dürfen wir wohl in beiden Fällen als dieselben betrachten. Die ersten Knospenschuppen werden schon sehr früh angelegt, zu einer Zeit (Anfang April), wo die Reservestoffe der Hauptsache nach wohl als Material für die Wachstumsvorgänge, welche beim Austreiben der im vorigen Jahre schon vollständig angelegten Knospen stattfinden, aufgebraucht sind. Die später entstandenen Knospenschuppen und die von ihnen umhüllten Laubblätter werden zu einer Zeit angelegt, wo die entfalteten Laubblätter des betreffenden Sprosses schon in Assimilationstätigkeit gewesen sind. Selbstverständlich ist dies nur ein Umstand, der bei Untersuchung der hier stattfindenden Gestaltungsverhältnisse zu berücksichtigen ist, nicht aber eine Erklärung für diese.

Was hier für Prunus Padus geschildert wurde, gilt auch für andere untersuchte Pflanzen, z. B. Aesculus, Acer, auch für die, deren Knospenschuppen aus Stipulis verkümmerter Laubblätter gebildet werden, wie Quercus, Fagus u. a. Auch bei Monokotylen finden wir vielfach Niederblätter und Übergangsstufen von den Laubblättern zu diesen. Wir sehen an diesen Übergangsstufen die Lamina reduziert, den Blattgrund (oder die Scheide) entwickelt (sehr stark z. B. bei den Hauptsprossen der Bambusen, welche einem Riesenspargel ähnlich über die Erde treten und zunächst nur Niederblätter hervorbringen). In manchen Fällen fehlt die Spreite vollständig, das Niederblatt hat sich, ehe überhaupt eine Differenzierung von Spreite und Scheide eintrat, scheidenähnlich entwickelt. Darauf wird bei Besprechung der Hochblätter zurückzukommen sein, denn diese entstehen, wie gezeigt werden soll, ganz ebenso wie die Niederblätter, beide unterscheiden sich voneinander äußerlich nur durch den Ort des Vorkommens.

§ 30. **Hochblätter.**

Auch die Bezeichnung „Hochblätter“ rührt von K. Schimper her. Ursprünglich [1]) unterschied er außer den Laubblättern die untere und die obere Scheidenformation (bei welcher die Blattspreite verschwunden sei. Später [2]) nannte er die letztere „Hochblätter“. Der Ausdruck bürgerte sich namentlich durch A. Braun ein, welcher folgende Schilderung der Hochblätter gibt [3]): „Zu der Formation der Hochblätter gehören die Hüllblätter und gemeinsamen Kelche der Blütenstände, die Brakteen und Brakteolen (= Vorblätter), Spelzen und Spreublätter, welche die Blüten begleiten. Sie sind den Niederblättern ähnlich, indem die Stiel- und Spreitenbildung, sowie die grüne Farbe mehr oder weniger, meist vollständig verschwinden. Sie unterscheiden sich von den Niederblättern hauptsächlich durch Schmalheit der Basis, zarteren Bau, schnelle Bildung und schnelles Ableben.“ Diese Darlegung paßt nicht auf eine große Anzahl hierher gehöriger Bildungen. Sie läßt außerdem, wie dies durch die ganze Richtung der idealistischen Morphologie bedingt auch bei den Niederblättern geschah, die Beziehungen zu den Laubblättern ganz außer Betracht.

---

[1]) Beschreibung des Symphytum Zeyheri, p. 44.
[2]) Vgl. das Zitat bei Wydler, Bot. Zeitung 1844, p. 626.
[3]) Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, p. 67.

Es wurde nachgewiesen [1]), daß die Hochblätter ebenso wie die Niederblätter aus Laubblattanlagen hervorgehen, und daß sie auf verschiedene Weise zustande kommen können, wofür unten Beispiele angeführt werden sollen. Die Einwendungen, die E. SCHMIDT [2]) — der im übrigen auf meinen früheren Untersuchungen und Darstellungen fußt — gegen einzelne Punkte meiner Auffassung erhoben hat, sind nur formaler Natur, sie sollen im folgenden kurz berührt werden.

Man kann sich fragen, ob es zweckmäßig ist, die SCHIMPER'sche Bezeichnung noch beizubehalten. Denn es handelt sich um Blätter, die nur das gemeinsam haben, daß sie in der Blütenregion vorkommen, ihrer Leistung nach aber haben sie recht verschiedene Bedeutung. Vielfach dienen sie noch als Assimilationsorgane. Meist sind sie Schutzorgane für die Blütenknospen oder Infloreszenzen, nicht selten auch Schauapparate oder beides zugleich. Zuweilen treten sie in den Dienst der Samen- resp. Fruchtverbreitung, vielfach sind sie auch stark rückgebildet oder ganz verkümmert. Immerhin erscheint es zweckmäßig, für die in der Blütenregion vorkommenden, den Blüten selbst nicht angehörenden Blattgebilde einen Sammelnamen zu haben, wenn er auch nur eine Eigenschaft — die des Vorkommens — hervorhebt. Auch ist es wahrscheinlich, daß zwischen der Blütenbildung und der von der typischen Laubblattform abweichenden Gestaltung der Hochblätter vielfach ein korrelativer Zusammenhang besteht, wie daraus geschlossen werden kann, daß öfters — freilich nicht immer — wenn Inflorescenzen vegetativ weiter wachsen, wieder die gewöhnliche Laubblattform auftritt. Die Gestaltung der Hochblätter würde somit durch den Ort ihres Vorkommens kausal bedingt und der Name auch aus diesem Grunde ein bezeichnender sein. — Die kausalen Beziehungen sind uns hier wie in den meisten anderen Fällen freilich vorläufig noch ganz dunkel. Dagegen können wir andere Fragen beantworten. Nämlich: 1. wie entstehen die Hochblätter, gilt auch für sie das Gesetz, daß der Entwicklungsgang aller Blätter einer Pflanze ursprünglich derselbe ist (aber auf verschiedenen Entwicklungsstufen Ablenkungen erfahren kann)? 2. In welcher Beziehung stehen bei ihnen Gestalt und Funktion?

Zunächst ist hervorzuheben, daß sanft abgestufte Übergänge zwischen Laubblättern und Hochblättern bei vielen Pflanzen sich finden, also irgendwelche scharfe Grenze zwischen Laubblättern und Hochblättern vielfach auch da nicht zu ziehen ist, wo die eigentlichen Hochblätter von den Laubblättern sehr abweichen. Andererseits erreicht die Verschiedenheit zwischen Laubblättern und Hochblättern einen sehr verschieden großen Betrag, der fast auf Null sinken kann. Dies wird um so mehr der Fall sein, je weniger gegliedert die typischen Blätter selbst sind.

Bei Epilobium parvifolium und Edrajanthus Pumilio (einer Campanulacee mit linealen Blättern) unterscheiden sich die Hochblätter von den Laubblättern sehr wenig. Sie sind etwas kleiner als diese und die weiter oben stehenden, welche die Blüten im Knospenzustande schützen, erhalten einen etwas breiteren Blattgrund.

---

[1]) Bot. Zeitung 1880. Vgl. Entwicklungsgesch., p. 250.

[2]) Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochblätter, Wissensch. Beilage zum Programm der Friedrichs-Werder'schen Oberrealschule zu Berlin, Ostern 1889. SCHMIDT geht von der Annahme aus, daß ich die Differenzierung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt für eine allgemeine Erscheinung erklärt habe. Dies ist irrtümlich. (Vgl. Entwicklungsgesch., p 215.) Ich habe darauf hingewiesen, daß bei ungegliederten Blättern auch die Entwicklung eine vereinfachte ist. Vgl auch die Ausführungen von H. GLÜCK, Blatt- und Blütenmorpholog. Studien, Jena 1919.

Auch bei vielen Monokotylen, z. B. Cypripedium Calceolus, unterscheiden sich die Deckblätter der Blüten von den Laubblättern nur dadurch, daß sie kürzer und schmäler sind.

Indes kommen auch schon bei einfachen Blattformen in der Hochblattregion tiefergreifende Umbildungen vor.

Als Beispiel diene Rhinanthus major. An den Laubblättern dieser Pflanze ist eine Verschiedenheit zwischen Blattgrund und Spreite äußerlich nicht wahrnehmbar. Trotzdem ist eine solche vorhanden und zwar im Leitbündelverlauf. Es treten drei Leitbündel in das Blatt ein. Das mittlere verläuft als starker Mittelnerv, von dem aus Seitennerven in die Buchten zwischen den Blattzähnen abgehen (Fig. 1336 *I*). Die beiden seitlichen Bündel gelangen nur in das untere Drittel des Laubblattes, biegen gegen eine Randbucht aus (*a* Fig. 1336) und geben nach außen Zweige für die anderen Randbuchten ab. Bezeichnen wir den oberen (über *a* gelegenen) Teil des Blattes als Spreite (obwohl er von dem unteren nur durch das oben angegebene Merkmal verschieden ist), den unteren als Scheide, so sehen wir nach der Blütenregion hin die Spreite sich verkürzen, die Scheide breiter werden (Fig 1336 *II*, *III*), wodurch sie (wie kaum bemerkt zu werden braucht) zum Schutze der Blütenknospen besser befähigt wird. In Fig. 1336 *IV* u. *V* nimmt die Spreite nur noch einen kleinen Teil (etwa $^1/_5$—$^1/_6$) der Gesamtlänge des Blattes ein; die Scheide, die zugleich als Schauapparat dient, erhält eine weißliche Färbung und die Spreite erscheint zuletzt nur noch als eine kleine grün gefärbte Spitze. Das Hochblatt ist also durch eine Förderung des unteren Teiles des Blattes, eine Minderung des oberen entstanden.

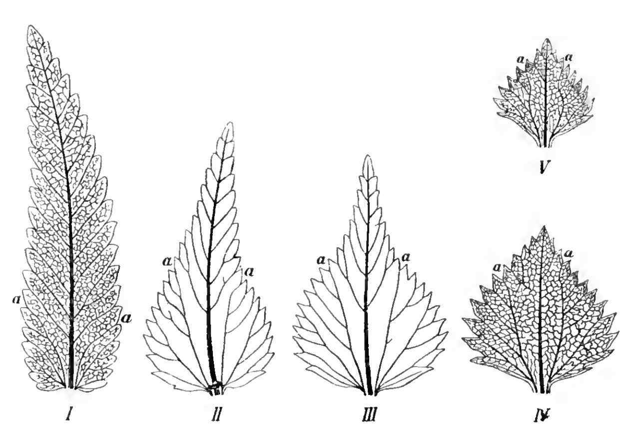


Fig. 1336. Rhinanthus major. Übergang vom Laublatt (*I*) zum Hochblatt (*V*). *a* bezeichnet immer die obere Grenze des Blattgrundes.

An Pflanzen mit gestielten und verzweigten (gegliederten) Blättern sehen wir bei der Hochblattbildung meist folgende Verschiedenheiten gegenüber den Laubblättern:

α) Verringerung und schließlich Verschwinden des Blattstieles. Dies ist teleologisch leicht verständlich, denn erstens sind die Hochblätter schon dadurch, daß sie in der oberen Sproßregion stehen, meist über die anderen emporgehoben, zweitens kommt hier durch die sogleich zu erwähnende Verringerung der Blattfläche weder die mechanische Bedeutung des Blattstieles noch die für Erreichung einer günstigen Lichtlage so in Betracht wie beim typischen Laubblatt; drittens kann durch das Unterbleiben der Blattstielausbildung die Blattspreite leichter als Schutz für die Achselknospe mit benutzt werden.

β) Verminderung der Blattfläche und im Zusammenhang damit auch meist Vereinfachung ihrer Gliederung.

Die Assimilationsarbeit kommt hier wenig oder gar nicht mehr in Betracht.

γ) Verbreiterung und oft Verlängerung des Blattgrundes, dessen schützende Funktion dadurch erhöht wird.

Im übrigen finden wir bei den Hochblättern dieselbe Verschiedenheit der Entstehung wie bei der Niederblattbildung.

1. Die Hochblätter bestehen aus Nebenblättern, deren zugehörige Blattspreite verkümmert ist. Solche finden sich z. B. an den Infloreszenzen von Humulus Lupulus. Die Blätter, in deren Achseln die weiblichen Blütenkätzchen stehen, zeigen von unten nach oben eine allmähliche Abnahme der Blattspreite, bis diese im oberen Infloreszenzteile so früh verkümmert, daß sie scheinbar gar nicht mehr vorhanden ist. Man kann sie aber künstlich (z. B. durch Entblätterung der Sprosse) zur Entfaltung bringen, und gelegentlich gelangt sie auch ohne äußere Eingriffe zur Weiterentwicklung, was deshalb leicht verständlich ist, weil ihre Anlage zwischen den Nebenblättern stets nachzuweisen ist. — Ein entsprechender Fall findet sich z. B. bei den Infloreszenzen von Amicia Zygomeris, wo die eigentlichen Blütendeckblätter gleichfalls verkümmert, ihre Nebenblätter als Schutzorgane entwickelt sind.

2. Die Hochblätter gehen hervor aus Umbildung der Blattspreite oder (bei Blättern mit nicht ausgesprochener Trennung von Blattspreite und -scheide) der ganzen Blattanlage.

Dahin gehören die oben erwähnten Fälle, in denen die Hochblätter von den Laubblättern nur wenig verschieden sind. Bei Caltha palustris z. B. ist bei den Hochblättern der Stiel zunächst kürzer als bei den Laubblättern, und fehlt bei höher stehenden Hochblättern ganz. Abgesehen davon, daß auch die Spreite kleiner ist, als die der Laubblätter, stimmen aber die Hochblätter mit diesen überein. Von einer solchen Vereinfachung aus finden sich alle Übergänge bis zu deutlicher Hochblattbildung. Bei Epilobium angustifolium z. B. stehen die untersten Blüten der Infloreszenz in der Achsel eines gewöhnlichen Laubblattes. Je höher man nach oben geht, desto kleiner werden die Deckblätter, ihre Breite sinkt auf etwa $^1/_2$ mm, sie bestehen nur noch aus einem Mittelnerv und einem schmalen grünen Saume rechts und links. Bei der derselben Familie angehörigen Circaea intermedia haben alle Brakteen die Gestalt winziger Schüppchen, die kein Leitbündel mehr besitzen. Das ist ein Übergang zu der unten zu erwähnenden vollständigen Verkümmerung der Hochblätter. Es handelt sich bei der Entstehung der Hochblätter um eine Hemmung in der Entwicklung der Laubblattanlagen, die verschieden weit, bis zum vollständigen Verschwinden gehen kann, und mit einer Vereinfachung der Blattgestalt beginnt. Bei einigen Pflanzen findet sich dabei eine Eigentümlichkeit: die Hochblätter (wenigstens ein Teil davon) sind verhältnismäßig mehr zerteilt als die Laubblätter, während gewöhnlich das Umgekehrte statthat. So bei Ranunculus acer, Saxifraga rotundifolia, Heuchera Menziesii u. a. Wir finden auch hier die bekannten Faktoren der Hochblattbildung: Verkürzung, oder Nichtausbildung des Blattstiels, Verkleinerung der Blattfläche und dazu tiefere Teilung der Blattfläche. Die verursachenden Momente für diese abweichende Gestaltung sind unbekannt [1]).

Wenn das junge Blatt von Benincasa cerifera, welches in Fig. 1276 I abgebildet ist, auf dieser Entwicklungsstufe stehen bliebe (unter Streckung

---

[1]) Betreffs einer Vermutung über ihre funktionelle Bedeutung sei auf die 1. Aufl. verwiesen.

der drei oberen Blattzipfel) und Nichtweiterentwicklung der Spreite, so würden wir ein tief „geteiltes“ Hochblatt erhalten, das scheinbar von dem Laubblatt weit abweichen würde und doch nur ein Hemmungsprodukt desselben wäre. Ob dies für alle Fälle von Hochblättern zutrifft, welche tiefer geteilt sind als die Laubblätter derselben Pflanze, bedarf weiterer Untersuchung. Bei Heuchera Menziesii stimmt die Blattentwicklung mit dem oben theoretisch abgeleiteten Satz überein; es werden bei den Hochblättern weniger Zipfel angelegt als bei den Laubblättern, diese erfahren aber eine entsprechende Vergrößerung, namentlich Verlängerung.

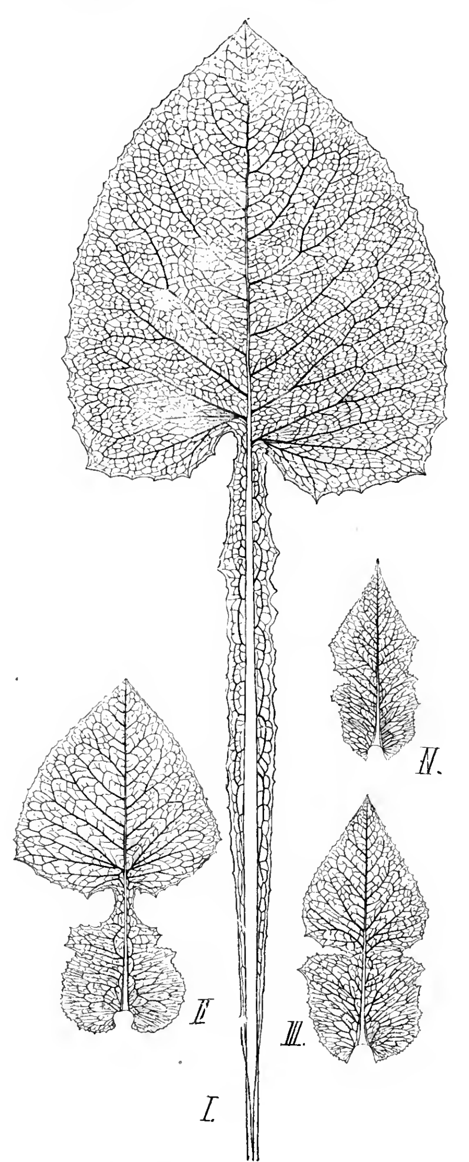


Fig. 1337. Mulgedium macrophyllum, Übergang vom Laubblatt *I* zum Hochblatt *IV* (verkleinert).

H. Glück hat neuerdings[1] auf Hochblätter hingewiesen, die reicher gegliedert sind, als die Laubblätter derselben Pflanze. Als Beispiel sei die Caryophyllacee Drypis spinosa genannt, bei welcher die Laubblätter ganz ungegliedert sind (Fig. 1338 *I*), während die Hochblätter (Fig. 1338, *II*) seitliche Ausgliederungen besitzen. Wenn man auch daraus den Schluß ziehen kann, daß die Hochblätter die ursprüngliche Blattgliederung bei behalten, die Laubblätter sie verloren haben, so wird dieser Schluß doch ein unsicherer sein, wenn nicht verwandte Formen nachweisbar sind, deren Laubblätter noch die (vermutlich) „ursprüngliche“ Form haben.

3. D i e H o c h b l ä t t e r g e h e n z u m ü b e r w i e g e n d e n T e i l e a u s d e m B l a t t g r u n d h e r v o r, die Gliederung der Blattanlage in Blattgrund und „Oberblatt“ wird allmählich aufgegeben und schließlich die Blattanlage, ohne daß es zur Ausgliederung einer Blattspreite käme, scheidenähnlich ausgebildet. Es entspricht dies dem für die Niederblattbildung Angeführten, und es liegt in der Natur der Sache, daß dieser Vorgang sich vor allem bei Pflanzen mit wohlentwickeltem Blattgrund finden wird. In-

[1]) a. a. O., p. 280.

des haben wir oben schon an Rhinanthus ein analoges Beispiel auch bei äußerlich sehr wenig differenzierten Blättern kennen gelernt.

Es wird lehrreich für die Beantwortung der beiden oben aufgeworfenen Fragen sein, wenn noch einige andere Beispiele von höher gegliederten Blättern angeführt werden.

Mulgedium macrophyllum (Fig. 1337 *I*) zeigt zunächst ein Laubblatt (verkleinert), dessen Spreite deutlich vom Blattstiel gesondert ist, letzterer ist in seinem oberen Teile „geflügelt". *II* ist ein der unteren Hochblattregion angehöriges Blatt. Der Blattstiel ist kaum angedeutet, dagegen der Blattgrund bedeutend vergrößert, er kann also eine Inflorescenzknospe (die bedeutend dicker ist, als eine gewöhnliche Laubknospe) schützend umhüllen. In *III* ist die Grenze zwischen Blattspreite und Blattgrund noch durch eine tiefe Einschnürung kenntlich, ein Blattstiel hat sich nicht mehr ausgebildet. In *IV* ist die Grenze zwischen Spreite und Blattgrund kaum mehr angedeutet, bei noch höher stehenden Blättern verschwindet sie ganz. Diese Umbildung ist aus der Entwicklungsgeschichte des Blattes leicht verständlich. Alle diese Blattformen stimmen in ihrer Anlage überein, die Hochblätter entstehen durch eine auf früherem oder späterem Stadium erfolgende Hemmung der Laubblattanlagen, mit Vergrößerung des Blattgrundes.

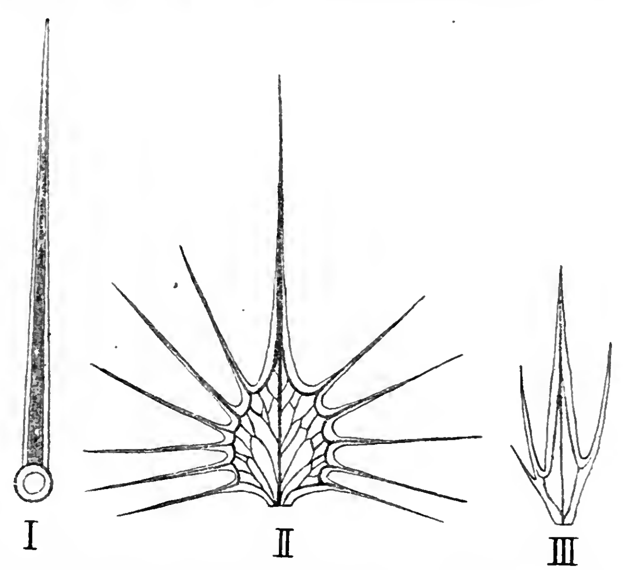


Fig. 1338. Drypis spinosa (nach GLÜCK). *I* Laubblatt, *II* u. *III* Nachblätter *I* u. *II* 6mal, *III* 12mal vergr.

Ganz ähnlich verhält sich auch Astrantia major (Fig. 1339). Wenn wir von der Region der gestielten Laubblätter nach oben gehen, sehen wir, wie zunächst der Blattstiel und die Blattfläche kleiner werden. Der Blattstiel verschwindet, die Lamina sitzt dem erweiterten Blattgrund unmittelbar auf (Fig. 1339 *I*). Der scheidige Blattgrund erhält zunächst am Rande eine weißliche Färbung, die Gliederung der Lamina tritt mehr und mehr zurück (*II, III*); die weiße Färbung des Blattgrundes wird nach oben hin auffallender, die Lamina kann man nur noch andeutungsweise daran erkennen, daß das sonst ganz ungegliederte Hochblatt eine dunkler grüne Spitze hat (*IV*). Daß die das „Involucrum" bildenden Hochblätter (*VI*) im Gegensatz zu den vorhergehenden eine schmale Basis haben, hängt offenbar mit der ringförmigen Anordnung der Involukralblätter zusammen: hier wird die schützende Funktion von zahlreichen kleinen, sonst von einzelnen, verhältnismäßig großen Blättern übernommen.

Die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, welche zur Bildung der Hochblätter führen, sind ebenso wie bei den Niederblättern aus der Entwicklung der Laubblätter ohne weiteres verständlich, brauchen hier

also nicht im einzelnen auseinandergesetzt zu werden. Wir sehen, daß es sich um eine äußerlich vielfach auch durch die Übergangsformen angedeutete Umbildung der Laubblattanlagen handelt, welche bald früher, bald später, zuweilen vor Auftreten jeglicher Differenzierung der Blattanlage eintreten kann. Wir erhalten dann scheidenähnliche Gebilde ohne jede Andeutung einer Spreite. Daß es sich um mit den Blattscheiden übereinstimmende Gebilde handelt, das zeigt die ganze Beschaffenheit, namentlich oft auch der Leitbündelverlauf und der Vergleich mit den

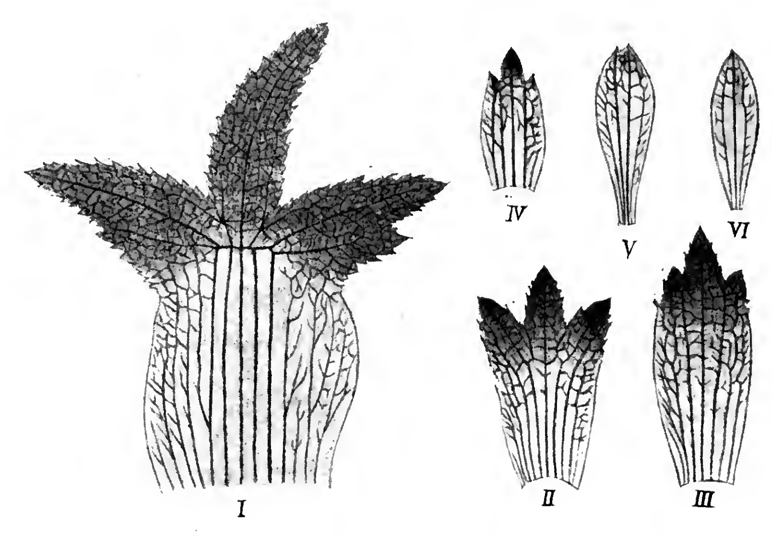


Fig. 1339. Hochblätter von Astrantia major, die chlorophyllhaltigen Teile durch dunklere Tönung angedeutet.

Übergangsformen. Der Leitbündelverlauf bei dikotylen Hochblättern erinnert vielfach an den monokotyler Blätter (vgl. Fig. 1339 *III*). Daß der ganzen noch ungegliederten Blattanlage die Ausbildung aufgeprägt werden kann, die sonst nur einem Teile zukommt, zeigt sich auch bei der Bildung mancher Niederblätter. Dahin gehören auch die Hochblätter mancher Monokotylen, wie schon die Übergänge andeuten.

Bei Carludovica plicata sind die Blütenkolben von einer Anzahl von Hochblättern umgeben. In einem untersuchten Falle hatte das äußerste noch eine deutliche Spreite, die zwar kleiner war als die der Laubblätter, aber noch einen Stiel besaß, der gleichfalls kürzer war als der der Laubblätter. Das folgende Blatt zeigte keinen Blattstiel mehr, aber noch ein Spreitenrudiment mit der für die Gattung charakteristischen Faltung. Beim dritten war die Spreite noch mehr verkümmert und schließlich fanden sich nur noch Scheiden ohne erkennbaren Spreitenteil. Ebendahin gehören auch die Paleae und Glumae der Gräser, die Granne, die hier bei manchen sich findet, wird schon lange mit Recht als rudimentäre Spreite gedeutet.

So viel über die erste der oben aufgeworfenen Fragen. Was die zweite anbelangt, so ist sie im wesentlichen auch schon beantwortet, denn es wurde oben an verschiedenen Stellen hervorgehoben, daß zwischen Gestalt und Funktion der Hochblätter meist leicht ersichtliche Beziehungen bestehen, wie denn schon die Entwicklung des Blattgrundes, der auch sonst zum Knospenschutz zu dienen pflegt, direkt auf die Hauptfunktion der Hochblätter hinweist.

Dies gilt auch für die Verkümmerung der Hochblätter [1]). Beschränken wir uns auf die Deckblätter, so kann man sagen, daß es sich wohl überall da, wo diese verkümmert sind, um Blüten handelt, die anderweit hinreichend geschützt sind, sei es durch dichtgedrängte Stellung, sei es durch besondere Schutzvorrichtungen. Es braucht nur erinnert zu werden an das Verhalten der meisten Cruciferen, das vieler Umbelliferen und Compositen, in welchen die Deckblätter der Blüten verkümmern können, weil die ganze Infloreszenz anderweitig im Knospenzustand geschützt ist, sei es durch besondere Hochblatthülle, die Scheidenteile von Laubblättern oder auf andere Weise. Damit soll aber nur eine B e d i n g u n g, nicht eine Ursache für die Verkümmerung angedeutet sein.

Eine eigentümliche Erscheinung weisen manche verkümmernde Hochblätter darin auf, daß sie sich teilen. Einige Beispiele seien angeführt (vgl. p. 355). Die Grasährchen sind von zwei Hüllspelzen umhüllt. Bei Lolium sind diese auch bei den freistehenden Endährchen entwickelt, bei den Seitenährchen, welche mit einer Seite einer Aushöhlung der Infloreszenzachse anliegen, fehlt die dieser zugekehrte (als Schutzorgan nicht notwendige) untere Gluma. Man findet sie aber bei Lol. temulentum in zahlreichen Fällen (namentlich bei den unteren Blüten der Infloreszenz) noch entwickelt. Selten als ganzes Blatt, meist war sie ersetzt durch zwei kleine, durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennte Blättchen, die durch Übergänge (Spelzen mit tiefem Einschnitt) mit den ungeteilten verbunden sind.

Ähnliches wurde für die Infloreszenzachsen von Typha nachgewiesen (Fig. 347) und findet sich auch bei Kompositen. So bei Xeranthemum macrophyllum [2]). Die Blätter der Hochblatthülle des Blütenstandes gehen hier (wie in anderen Fällen) ganz allmählich in die Deckblätter der Blüten über. Die äußeren Deckblätter sind ungeteilt, die weiter nach innen stehenden zeigen Neigung, sich in zwei zu teilen, manche sind bis zur Hälfte, andere bis zum Grunde geteilt, so daß zwei anscheinend völlig selbständige Blättchen vor jeder Blüte stehen. Auch diese können sich weiter teilen und statt eines Deckblattes findet sich dann eine Anzahl schmal linearer, bisweilen fast borstenähnlicher Blattzipfel.

Wir haben hier aber, wie mir scheint, schon den Beginn einer Neubildung vor uns. A n S t e l l e der verkümmernden Hochblätter treten Borsten (welche später als Widerlager für den sich ausbreitenden Pappus dienen und so das Herausheben der Früchte erleichtern), wie sie bei anderen Cynareen (Cirsium, Carduus, Centaurea) in größter Zahl und ohne Übergänge zu Deckblättern den Blütenboden bedecken. Ich stelle mir den Vorgang so vor: In den verkümmernden Hochblättern ist ein einheitliches Wachstum, gewissermaßen eine Disziplin unter den Zellen nicht mehr vorhanden. So wachsen einzelne Teile aus. Es kann dies schon sehr früh geschehen, schon an der Sproßachse selbst können einzelne Zellgruppen statt der ganzen Hochblattanlage aussprossen. Wenn wir aber statt einzelner Hochblatteile „Spreuborsten" sehen, so ist damit eine q u a l i t a t i v e Veränderung eingetreten, welche mit einer U m b i l d u n g der einzelnen Hochblatteile begonnen haben mag. Aber ich sehe keinen Grund auch dann, wenn von dem Hochblatte nichts mehr vorhanden ist, es als „der Idee nach" noch vorhanden anzunehmen, indem diese „Idee" etwa noch in der Achse steckt und nur die Spreuschuppen

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei C. Th. Nauhaus, Die Verkümmerung der Hochblätter, Dissert. Göttingen, 1870.

[2]) Vgl. Warming, Die Blüte der Komposition. Bonn 1876. (Bot. Abhandl., herausgeg. von Hanstein, 3. Bd., 2. Heft.)

hervorschauen läßt. Wohl aber ist möglich, daß eine für gewöhnlich nicht sich entwickelnde Hochblattanlage infolge äußerer Einwirkungen sich zu einem Blatte entwickelt, wie dies z. B. bei durch Tiere veranlaßten „Vergrünungen“ zuweilen stattfindet.

§ 31. Speicherblätter.

Die Funktion, Reservestoffe aufzuspeichern, kann mit der gewöhnlichen Laubblattfunktion verbunden sein. So bei den Blättern der „Blattsukkulenten“, wo in den Laubblättern Wasser als Reservestoff gespeichert wird.

Auch bei anderen Reservestoffen kann derselbe Fall eintreten: Androsace sarmentosa (Fig. 1403) bildet gegen Ende der Vegetationsperiode Blattrosetten, deren einzelne Blätter dicker und kürzer sind als die Laubblätter der aktiven Vegetationsperiode.

Ähnlich verhält sich Pinguicula caudata u. a. (welche grüne, oberirdische Zwiebeln bildet), und auch bei den Winterknospen der Utricularien und Myriophyllen spielt sich im Grunde derselbe Vorgang ab. Diese Blätter kommen als Assimilationsorgane immerhin wenig in Betracht und entwickeln sich beim Austreiben der Knospen auch nicht weiter, sondern geben ihre Reservestoffe an die neuen Triebe ab. Indes können die beiden Funktionen, Assimilation und Speicherung, auch zeitlich getrennt von einem Blatte übernommen werden. Am Rhizom von Dicentra Cucullaria [1]) z. B. finden sich knollige Bildungen. Diese sind die zu Reservestoffbehältern angeschwollenen Basalteile von Blättern und zwar findet die Umbildung teils an der Basis gewöhnlicher Laubblätter statt, teils solcher, deren Spreitenanlage verkümmert und die wir dementsprechend als Reservestoffe führende Niederblätter betrachten können. Es liegt hier einer der Fälle vor, wo die Gestaltsänderung (Umbildung) bald auf einer verhältnismäßig späten, bald auf einer frühen Entwicklungsstufe erfolgen kann.

Das finden wir auch bei Monokotylen. Die äußeren Schuppenblätter einer Zwiebel von Lilium candidum z. B. sind die Basalteile von Laubblättern, deren Lamina abgefallen ist. Die inneren sind „Niederblätter“, wie sie auch sonst meist die Zwiebeln zusammensetzen, Blattgebilde also, bei denen die Umbildung viel früher vor sich ging.

Auf die verschiedene Ausbildung der in organographischer Beziehung meist sehr einfachen Speicherblätter hier näher einzugehen, liegt kein Grund vor. Doch sei ein Fall, der von besonderem Interesse ist und deshalb oft beschrieben wurde, hier angeführt.

Lathraea squamaria ist ein — von den Infloreszenzen abgesehen — unterirdisch lebender Wurzelparasit, dessen Rhizome mit dickfleischigen, dekussiert stehenden Schuppen besetzt sind. Diese dienen als Reservestoffbehälter. Sie haben einen sehr eigentümlichen Bau [2]). Äußerlich betrachtet, stellen sie zwar scheinbar einfache Schuppen dar. In Wirklichkeit ist der Rand der Schuppen gar nicht der Blattrand und ihre Spitze gar nicht die Blattspitze, vielmehr ist die Blattoberseite nach unten um-

[1]) Vgl. Holmes in Bulletin Torrey bot. club, Vol. XVIII, p. 5.

[2]) Es ist außerordentlich oft beschrieben worden, ich verzichte aber, da es sich um eine weit verbreitete Pflanze handelt, auf die Anführung der Literatur. Es sei nur erwähnt, daß die Morphologie des Lathraeablattes wohl zuerst von Irmisch (Morphologie der monok. Knollen- und Zwiebelgewächse, p. 188) richtig erkannt wurde, und auf Stenzel's Abhandlung (Über die Blätter der Schuppenwurz, Bot. Zeit., 1871, p. 241) verwiesen.

gebogen, so daß eine Höhlung entsteht, welche nur durch eine enge Spalte an ihrer Basis mit der Außenwelt in Verbindung steht, und von welcher aus verschiedene kanalartige Einsenkungen tiefer in das fleischige Blattgewebe eindringen (Fig. 1340).

Einfacher sind die Schuppenblätter gebaut bei der verwandten Gattung Tozzia, die außerdem aber auch Laubblätter besitzt. Die Schuppenblätter (Fig. 1341—1343) sind deshalb von Interesse, weil sie den Bau derjenigen von Lathraea gewissermaßen in rudimentärer Ausbildung zeigen. Es ist nur der Blattrand seitlich umgeschlagen, und in den dadurch geschaffenen geschützten Hohlräumen finden sich wasserabsondernde Drüsen. Wir können uns leicht denken, wie von einem solchen einfachen Anfang aus die sonderbare Lathraeablattform entstand. Und wenn dieser Gestaltung eine biologische Bedeutung zukommt, so muß sie bei Lathraea, die nur Schuppenblätter besitzt, höheren Ansprüchen genügen, als bei Tozzia, die später einen mit Laubblättern versehenen Sproß über die Erde sendet. Die Abbildungen werden zur Erläuterung genügen.

Fig. 1340. Lathraea squamaria. Oben Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses. *s* die eingekrümmte Blattspitze, *r* die Eingangsöffnung zu den Blatthöhlen *h*. Unten ein Flächenschnitt durch ein junges Blatt, welcher zeigt, daß die Hohlen als Vertiefungen entstehen. Vergr.

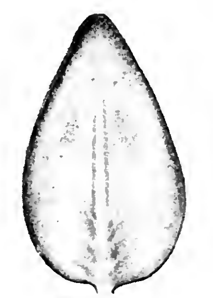
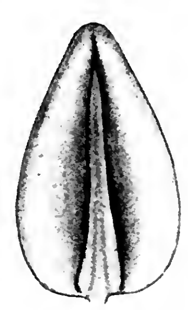



Fig. 1341. Tozzia alpina. Ein Schuppenblatt des Rhizoms, links von oben, rechts von unten, um die Einfaltung des Blattrandes zu zeigen. Schwach vergr.

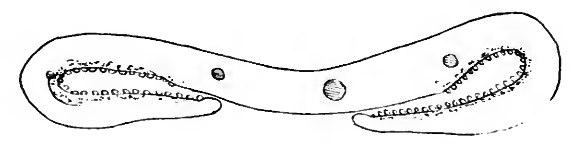


Fig. 1342. Tozzia alpina. Querschnitt durch ein Schuppenblatt. Nur in dem von den eingeschlagenen Rändern bedeckten Blattteile finden sich wasserabsondernde) Drüsen. Schwach vergr.

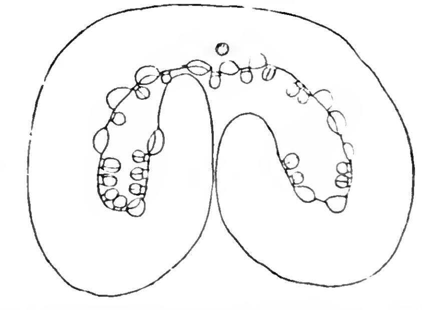


Fig. 1343. Querschnitt durch den oberen Teil eines Schuppenblattes von Tozzia alpina. Vergr. Die Drüsen sind angedeutet.

Was ist die Bedeutung dieser eigentümlichen Blattbildung? [1]) Man

[1]) Goebel, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. Flora, 1897, p. 443. Zu wesentlich demselben Resultat kam auch Haberlandt in einer

wird zunächst sagen können, daß die Oberflächenverringerung der Schuppenblätter für im Boden vordringende Sprosse von Bedeutung ist. Außerdem kommt in Betracht, daß sich wasserabsondernde Drüsen in diesen unterirdischen Blattorganen in großer Menge finden, deren Tätigkeit teilweise die der Transpiration ersetzt. Diese Drüsen sind durch die Gestalt der Blätter in geschützte Hohlräume gebracht; möglich, daß namentlich in jugendlichen Stadien diese Hohlräume auch der Durchlüftung dienen.

Die merkwürdigen als Speicherorgane dienenden und bei der Brutknospenbildung beteiligten Blätter von Drosera pygmaea sind p. 96 kurz erwähnt worden.

§ 32. Umbildung von Blättern zu Kletterorganen.

Wenn man sich auf die europäische Flora beschränkt, so wird man bei den „Blattkletterern" nur an solche Pflanzen denken, deren Blätter teils mit, teils ohne Änderung ihrer ursprünglichen Gestalt durch ihre Reizbarkeit als „Ranken" dienen. Und gerade bei denen von ihnen, welche am meisten von der gewöhnlichen Blattform abweichen, tritt ja der Zusammenhang von Gestalt und Leistung am auffallendsten hervor: wer hätte nicht die wundervollen Fadenranken einer Bryonia oder selbst die einer Erbse bewundert?

Das sind aber nur besonders auffallende Beispiele für die Verwendung von Blattorganen zum Klettern. Bei außereuropäischen Pflanzen treten viel mannigfaltigere Umbildungen von Blättern und Blatteilen zu Haftorganen auf. Wir dürfen aber bei den besonders vollkommen ihrem „Zwecke" entsprechenden Organen nicht vergessen, daß manche Pflanzen Blätter zum Klettern verwenden, die ursprünglich zu ganz anderen „Zwecken" gebildet wurden.

Drosera macrantha, welche ich in Westaustralien beobachtete, besitzt einen dünnen Stamm, der eine Länge von fast 1 m erreichen kann. Er wird in den systematischen Werken als „windend" beschrieben, ist dies aber nicht. Vielmehr kleben sich die Blätter (die sehr langgestielt sind) mit ihren äußeren, zurückgebogenen (für Insektenfang eingerichteten) Tentakeln an Sträuchern fest. Die Blattfläche liegt mit der Unterseite der Zweigoberfläche an, und die nach unten zurückgebogenen, ein klebriges Sekret absondernden Tentakeln leimen das Blatt fest.

Wir lassen die Pflanzen, bei denen die Blätter beim „Spreizklimmen" behilflich sind, außer acht[1]) und beschäftigen uns hier nur mit denen, deren Blätter eine mehr oder minder tiefgreifende Umbildung erfahren und zwar entweder zu „Haken" oder zu Ranken. Es kann auch eine Verbindung von Ranken mit Haken auftreten, wie bei Cobaea. Hier sei daran erinnert, daß Kletterhaken schon bei Pteridophyten auftreten (p. 1008).

fast gleichzeitig erschienenen Arbeit. Wasserabscheidung bei Lathraea war schon von DARWIN beobachtet worden. Daß es sich eigentlich nicht nur um Abscheidung von Wasser, sondern um die von Lösungen handelt, geht schon aus folgendem hervor. Im Münchener botanischen Garten hat sich Lathraea clandestina von einer Pappel aus, mit der sie in den neuen Garten übertragen worden war, weiter verbreitet auf Weiden. Die Stellen, an denen sie auftritt, kann man schon vorher leicht daran erkennen, daß das Gras viel höher und viel dunkler grün gefärbt ist. als an anderen. Offenbar hat die Lathraea den Boden in ihrer Umgebung gedüngt! Also eine Pflanze, die auf Kosten ihres Wirtes andere Pflanzen „freihält".

[1]) Vgl. z. B. die von Rubus squarrosus, Fig. 1305.

Hakenblätter. Es handelt sich dabei um hakenförmig gekrümmte Blätter oder Blatteile, welche auch nachdem sie eine Stütze gefaßt haben, keine weiteren Veränderungen mehr erfahren.

a) Dikotylen. Durch Blätter mit hakenförmig gebogenen Enden klettert z. B. Stylidium scandens. Ferner sind bei manchen Peireskia-Arten einzelne Dornblätter als Kletterhaken entwickelt.

Auf das Verhalten von Quisqualis wurde im allgemeinen Teile (p. 318) schon hingewiesen (Fig. 324). An den Langtrieben gestalten sich die Stiele wohl entwickelter Blätter, deren Blattspreite auch als solche funk-



Fig. 1344. Sproßstück von Bignonia albo-lutea (nach A. Mann). Die zwei unteren Blätter sind dreiteilig, die zwei oberen zeigen statt des Endblättchens eine Endfieder und zwei Seitenfiedern, die sich später zu einer dreiteiligen „Kralle" entwickeln.

tioniert, zu Haken, die noch stehen bleiben, wenn die Blattspreite schon abgeworfen ist, ein lehrreiches Beispiel von zeitlichem Funktionswechsel.

Andere Dikotylen zeigen einen Übergang von der Hakenbildung zur Rankenbildung, indem sie die Blattspreite zu einem gekrümmten Haken ausbilden, der zum Festhaften dient, den Blattstiel zur Ranke oder auch nur zum Krallenträger. Starke Krallenhaken haben manche Bignoniaceen, z. B. Bignonia unguis, weniger stark entwickelt sind diese z. B. bei Bignonia albo-lutea (Fig. 1344. 1345). Die Entwicklungsgeschichte zeigt, (ähnlich wie die unten von Cobaea anzuführende) daß der Haken aus der Blattspreite hervorgegangen ist, die in rudimentärer Weise an jungen Krallenarmen noch sichtbar ist (Fig. 1345).

Diese Krallen können eine Befestigung an Steinen, Rinden usw. ausführen, auch da, wo keine Gelegenheit zum Ranken geboten ist. Sie gleichen darin den Haftscheiben, deren Ausbildung früher (p. 19) kurz besprochen wurde. Haftscheibenbildung tritt sowohl bei Blatt- als bei Sproßranken auf.

Bemerkenswert ist bei den mit Krallen versehenen Blättern noch, daß ihre Lebensdauer, wenn sie „gefaßt" haben, eine viel längere ist, als

die gewöhnlicher Laubblätter [1]), was natürlich für die Befestigung der Pflanzen von Bedeutung ist. Vielleicht sind die Krallen der Bignonien aus Ranken mit Krallenspitzen dadurch entstanden, daß die starke Streckung des Fiederblattstiels (die sonst die Ranke liefert) unterblieb und nur die krallenförmig entwickelte Spreite des Fiederblättchens sich ausbildete.

b) Monokotylen. Auf die durch den unteren Teil der schildförmigen Blätter von Asparagus comorensis gebildeten Kletterhaken wurde p. 1374 hingewiesen.

Größer sind die Kletterhaken mancher Palmenblätter. Bei Chamaedorea desmoncoides sind die Fiedern des Blattes so zurückgekrümmt, daß sie mit der Rhachis einen nach oben stumpfen Winkel bilden und so dem Blatte als Haken dienen können. Sie sind aber noch Assimilationsorgane, während an den Blättern von Desmoncus (Fig. 1346), einer anderen Kletterpalme, die oberen Blattfiedern zu Haken umgestaltet sind, die nur

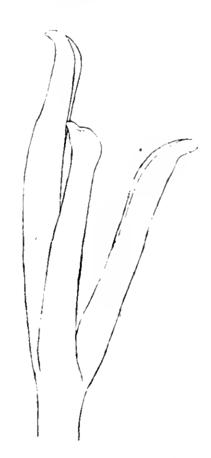


Fig. 1345. Bignonia albo-lutea. Junge Kralle, schwach vergr. Am Ende jedes Krallenzweiges wird eine (rudimentär bleibende) Blattspreite angelegt. (A. Mann.) Die Krallenarme krümmen sich später zurück.

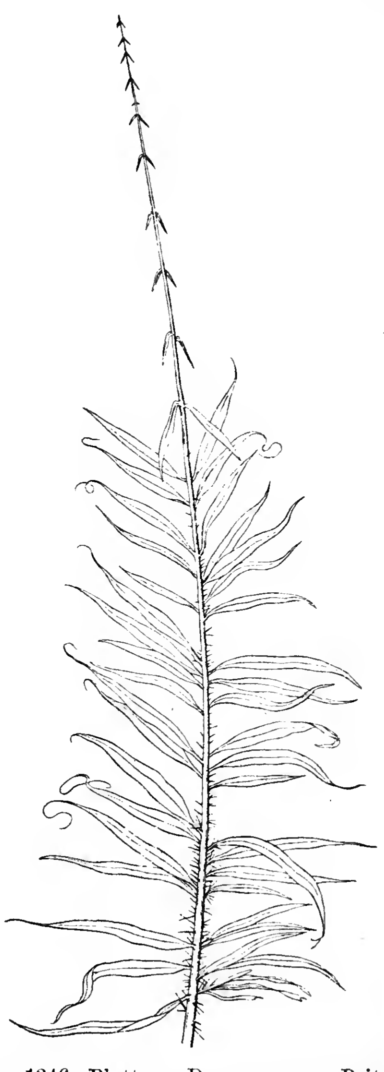


Fig. 1346. Blatt von Desmoncus sp. Brittisch Guiana 1891. Übergang der Blattfiedern in Haken, stark verkleinert.

als Kletterorgane dienen [2]). Ihren Ursprung aus Blattfiedern kann man schon aus den Übergangsbildungen zwischen Haken und Blattfiedern er-

[1]) Andererseits werden z. B. die Krallen von Macfaydenia uncinata, welche nicht gefaßt haben, rasch abgeworfen. Die fadenförmigen Träger der Krallen können übrigens als Ranken funktionieren.

[2]) Sie machen sich, über die Flußläufe herabhängend, auch dem Menschen manchmal sehr unangenehm bemerkbar, da sie wie lange, sehr scharfe Angelhaken wirken, denen im Boote auszuweichen nicht immer gelingt.

kennen. Auch hier also die so oft wiederkehrende Umbildungsreihe, die mit vollständigem Funktionswechsel und frühzeitiger Umbildung schließt.

Nicht mit den oben angeführten Kletterorganen zu verwechseln sind diejenigen der Calamus-Arten, der bekannten Rotangpalmen. Die eine Länge von 10 m und mehr erreichenden Kletterorgane sind mit krallenähnlichen, stark verkieselten Haken besetzt, die nicht aus einer Umbildung von Blattfiedern entstehen, sondern hochentwickelte Stachelbildungen (wie bei der Brombeere usw.) darstellen. Die langen Träger dieser Krallen sind entweder umgebildete Infloreszenzen oder entspringen der verlängerten Rhachis des Blattes.

§ 33. Ranken.

Nur in verhältnismäßig seltenen Fällen vereinigen die Blätter zugleich die Funktion von Assimilationsorganen und von Ranken ohne Gestaltveränderung, d. h. es sind Teile des Blattes (der Blattstiel bei Tropaeolum-Arten, Maurandia, Solanum jasminoides u. a., die Blattspindel bei Clematis-Arten) für Reibung reizbar und infolgedessen imstande, sich um eine Stütze zu wickeln.

Gewöhnlich finden wir, daß eine Arbeitsteilung eintritt und ein Teil der Blätter (oder bei zusammengesetzten Blättern der Teilblättchen) nur als Ranken ausgebildet ist, während die ursprüngliche Funktion schließlich ganz und gar zurücktritt.

Es fehlt nicht an Beispielen, wo wir diesen Vorgang in der Entwicklung der Einzelpflanze sich abspielen sehen.

Als besonders interessant mag hier der Fall von Corydalis claviculata, den Darwin[1]) näher beschrieben hat, angeführt sein, weil diese Pflanze im Verlaufe ihrer Entwicklung eine allmähliche Umbildung der Blatt- in Rankenorgane zeigt. Im Jugendstadium trägt die Pflanze gewöhnliche Blätter, deren sämtliche Teilblättchen also auch wirklich als Blättchen ausgebildet sind (das Blatt ist doppelt gefiedert). Bei den Folgeblättern ist die obere Partie des Blattes resp. der Blattspindel dünner und länger als der untere Teil. Die Fiedern der Teilblättchen, welche an diesem rankenartig verlängerten Teile sitzen, sind an Größe sehr oft fast bis zur Unkenntlichkeit verkümmert, wobei übrigens alle Zwischenstufen bis zu den normalen Blättchen sich finden. Nicht selten ist auch an allen endständigen Teilblättchen des Blattes jede Spur von Fiederblättchen verschwunden, und die ersteren erscheinen dann als vollkommene Ranken. Dasselbe können wir bei Adluhmia cirrhosa wahrnehmen. Auch hier ist das Blatt nur in seinem oberen Teil als Ranke ausgebildet, unten ist es für Berührung nicht reizbar. In dem Rankenteil des Blattes aber sind die Spreiten der Teilblättchen zwar an Größe sehr verringert, aber noch deutlich wahrnehmbar. Die Stiele der Teilblättchen sind es, die als Kletterorgane dienen.

Was hier schon makroskopisch wahrnehmbar ist, zeigt sich in anderen Fällen nur noch bei Verfolgung der Entwicklungsgeschichte, wie dies zuerst für Cobaea scandens nachgewiesen wurde [2]).

Die prachtvolle Ranke dieser Pflanze geht aus dem Endteil des gefiederten Blattes hervor. Die Rankenarme sind an ihren Enden mit kleinen umgebogenen Krallen versehen, mittelst deren die Cobaeasprosse auch an Baumrinden, Felsen usw. eine Strecke weit emporklettern können.

[1]) Kletterpflanzen (Deutsche Übersetzung, p. 94).
[2]) Vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 431, A. Mann, a. a. O.

Die Entwicklungsgeschichte (vgl. Fig. 1347, 1348) zeigt, daß diese Krallen die sehr klein bleibenden, verkümmernden (bzw. umgebildeten) Blattspreiten von Teilbättern sind, die Ranken also die Blattstiele darstellen. Die Entwicklung der Rankenarme stimmt ganz mit der der Blättchen in den ersten Stadien überein, nur daß bei der Rankenbildung im oberen Blatteil eine reichere Verzweigung eintritt und die Spreiten-

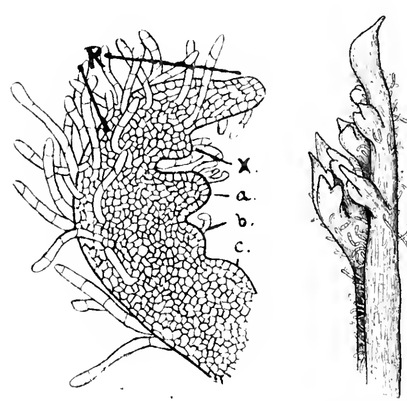


Fig. 1347. Fig. 1348.

Fig. 1347. Junges Blatt von Cobaea scandens. Der mit *R* bezeichnete obere Teil gestaltet sich zur Ranke (nach A. Mann). *a*, *b*, *c* Fiederblättchen, *x* Anlage des untersten Rankenzweiges. (Vergr.)

Fig. 1348. Junge Ranke (oberer Blatteil) von Cobaea scandens (nach A. Mann). Die Verzweigungen der Ranke werden ganz wie Blattfiedern angelegt, die (hier noch kaum sichtbaren) Stiele der Teilblättchen strecken sich später zu Rankenarmen. Die klein bleibenden Spreitenanlagen der Teilblättchen werden zu Krallen. (Schwächer vergr. als Fig. 1347.)

anlagen der Teilblättchen frühzeitig stehen bleiben. Ähnlich ist es bei Bignonia- (Fig. 1345) und Eccremocarpus-Arten.

Nicht in allen Fällen gehen aber die Ranken aus Blatt**stielen** (oder den Stielen von Teilblättchen) hervor, sie können sich auch aus der frühzeitigen Streckung der **ganzen** Blatt- oder Teilblattanlage bilden, wobei es also zur Anlegung einer Spreite nicht mehr oder doch nur andeutungsweise kommt. So ist es, so weit meine Erfahrungen reichen, bei Leguminosen, Cucurbitaceen und Tropaeolum tricolorum. Bei ersteren ist es, wie in anderen Fällen, das Ende des Blattes, das sich zur Ranke umbildet. Übrigens lassen sich bei Pisum die Rankenanlagen durch Entfernung aller Blätter und Teilblätter der Pflanzen teilweise auch künstlich „verlauben", (Fig. 1349), d. h. zur Ausbildung als Blättchen nötigen, was ganz dem oben angeführten Verhalten der Niederblätter entspricht.

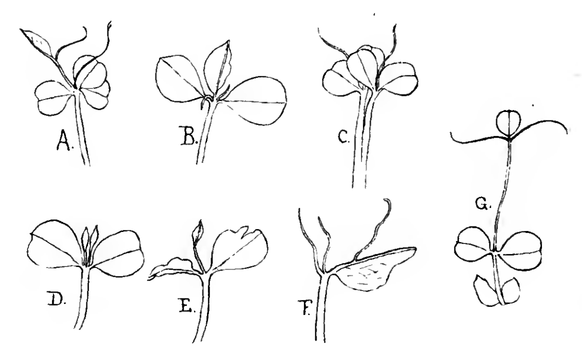


Fig. 1349. Pisum sativum, künstliche „Vergrünung" der Ranken (nach A. Mann). Bei *G* auch die Nebenblätter gezeichnet.

Merkwürdige Blattranken besitzen einige Arten der Gattung Entada [1]).

Entada polystachya hat doppelt gefiederte Blätter. Die Fiedern besitzen an ihrer Basis Blattpolster (Gelenke). Die des obersten Fiederpaares eilen

[1]) Vgl. F. Czapek, Über die Ranken von Entada. Ber. der bot. Gesellsch. XXVII (1909), p. 407. Ewart, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XV (1898), dort als „Dalbergia linga" beschrieben.

denen der beiden unteren Paare gegenüber im Längenwachstum stark voran. Wenn sie eine Stütze erfassen, entwickelt sich der obere Teil der Fiederblätter nicht weiter, wohl aber ist dies der Fall, wenn keine Stütze erreicht ist. Die Hemmung der Fiederentwicklung ist hier also offenbar korrelativ bedingt durch das starke Wachstum, welches die als Ranken funktionierenden „Polster“ (die den Stiel der Blattfiedern darstellen) durch den Reibungsreiz der Stütze erfahren [1]). Ent. scandens besitzt zu Ranken umgebildete Blattenden ohne Spur von Fiederblättchen. Es kann also innerhalb Einer Gattung die Umbildung zur Ranke verschieden weit fortschreiten, und bei der einen Art sozusagen stabil, bei der anderen labil sein.

Zu verschiedenen Deutungen Veranlassung gegeben haben die Ranken von Smilax (Fig. 1278). Daß sie keine umgebildeten Nebenblätter sein können (wie früher teilweise angenommen wurde), läßt sich schon daran erkennen, daß bei einigen Smilax-Arten unterhalb der Ranken deutlich das obere Ende der Blattspreite zu erkennen ist. Wären die Ranken Nebenblätter, so müßten sie aus dem Blattgrund entspringen. Wenn man sie als metamorphosierte abgetrennte Läppchen der Blattspreite bezeichnet [2]), so ist deshalb nichts gewonnen, weil keine Smilax bekannt ist, deren Spreite solche (nicht zu Ranken entwickelte) Läppchen aufweist. Wir haben hier also Kletterorgane vor uns, die wir derzeit nicht auf die Umbildung eines anderen Blatteiles zurückführen können. Deshalb wurden sie in der 1. Aufl. d. B. als nicht durch Umbildung, sondern durch Neubildung entstanden bezeichnet, und das scheint mir auch jetzt noch die zutreffendste Bezeichnung. Wie eine Blattspitze von Gloriosa oder Flagellaria zu einer Ranke auswuchs, geschah es hier mit zwei — sonst nicht vorhandenen — Auswüchsen der Basis der Blattspreite (vgl. z. B. Fig. 1362 von Viburnum Opulus).

Auch Deckblätter, die ursprünglich Blüten, bzw. Blütenknäuel in ihrer Achsel hatten, können zu Ranken bzw. Rankenarmen werden. So ist es bei den merkwürdigen Ranken der Polygonacee Antigonum leptopus [3]). An der blühenden Pflanze sind die obersten Deckblätter der Infloreszenzen zu Rankenarmen umgebildet, während ihre Achselsprosse verkümmern. Das Ende der Infloreszenz bleibt also blütenleer. Aber auch der obere Teil der Infloreszenzachse ist als (Sproß-) Ranke tätig. An nichtblühenden Pflanzen setzen sich die aus steril gewordenen Infloreszenzen entstandenen Ranken zusammen aus zwei Teilen: einem unteren, dem Rankenträger (*Pt* Fig. 1350 *A*) (der später merkwürdige durch Gelenkbildung bedingte Einkrümmungen aus führt) und einem oberen, der dem von den Infloreszenzen beschriebenen entspricht. Die ganze Ranke ist hier also zusammengesetzt aus einem Rankenträger, der, wie es scheint, für Reibung nicht direkt reizbar ist und einem oberen. Dieser stellt eine zusammengesetzte Ranke dar, da sowohl die Sproßachse selbst als ihre Blätter als Ranken tätig sind. Zugleich ist ersichtlich, daß die Umbildung der Inflorescenz zum Kletterorgan sozusagen in zwei Abschnitten vor sich gegangen ist: zuerst bildete sich der obere Teil der Blütenstände um, dann der untere — beide unter Verlust der Blüten.

Es hätte diese Rankenform auch bei den Sproßranken besprochen werden können. Sie wurde hier angeführt aus drei Gründen: 1. schien

---

[1]) Ewart beobachtete, daß der Fiederteil gelegentlich auch bei „Ranken“, die nicht gefaßt haben, abgeworfen wird, es ist also keine ganz scharfe Abhängigkeit ihrer Ausbildung vom Wachstum des Rankenteiles vorhanden.

[2]) Celakovsky, Bot. Zeitung, 1897, p. 171.

[3]) Vgl. Goebel, Gelenkranken. Flora 114 (1921).

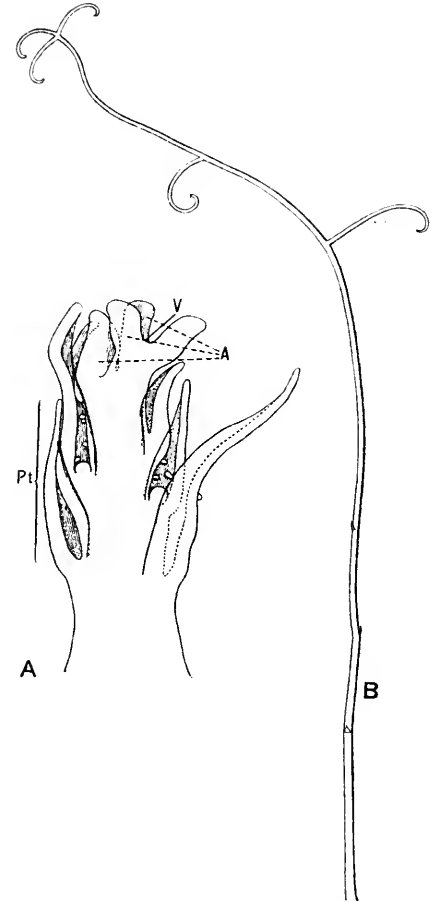


Fig. 1350. Antigonum leptopus. *A* Junge Ranke. *Pt* Rankenträger, welcher Schuppenblätter mit Anlagen von Achselsprossen aufweist, *A* Rankenarme, *V* Vegetationspunkt. 25 mal vergr. *B* Ranke in natürl. Größe.

die Umbildung von Blütendeckblättern zu Ranken bemerkenswert, weil es sich vielleicht auch bei anderen zu Ranken ganz oder teilweise umgebildeten Blättern um Deckblätter von Blüten handelt (z. B. Lathyrus Aphaca), wie denn die Keimpflanzen zunächst keine Ranken hervorzubringen pflegen. 2. weil diese Ranken zeigen, daß „Sproß"ranken und „Blatt"-ranken in Verbindung miteinander auftreten können. 3. wegen des Vergleichs mit den mit im folgenden besprochenen Ranken der Cucurbitaceen.

Eine besondere Besprechung erfordert die Rankenbildung der Cucurbitaceen. Auf die umfangreiche Literatur möchte ich um so weniger eingehen, als die Frage nach der Homologie der Ranken jetzt entschieden sein dürfte [1]). Es war dazu notwendig, 1. die vergleichende Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Ranken 2. die Beobachtung der Organbildung an den Keimpflanzen, 3. die experimentelle Umbildung der Ranken, eine Umbildung, welche gelegentlich auch ohne Zutun des Menschen erfolgt.

Zunächst sei erörtert die Stellung der Ranken.

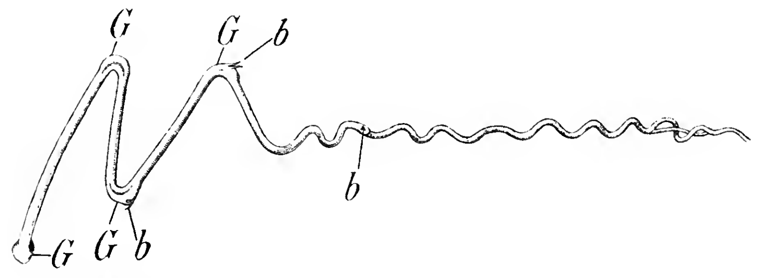


Fig. 1351. Antigonum leptopus. Unterer Teil einer Ranke, welche gefaßt hat. *G* Gelenke, *b* Schuppenblätter. Der obere Teil ist eingerollt.

[1]) Vgl. Trinkgeld, Beitr. zur Morphologie der Vegetationsorgane der Cucurbitaceen (Manuskr. einzusehen im pflanzenphys. Institut München), dessen Untersuchung die in der 1. Aufl. d. B. vertretene Auffassung bestätigt hat.

Die Ranken stehen, wie Fig. 1352 zeigt, in den Blattachseln. Sie gehören zu dem Sproß, der in der Blattachsel steht und zwar stehen sie gewöhnlich nur auf Einer und zwar der „anodischen" Seite des Achselsprosses. Einfache Cucurbitaceen-Ranken (Fig. 1352) nehmen also die Stellung ein, welche sonst eines der Vorblätter der Achselsprosse bei den Dikotylen hat. Diese treten bei den Dikotylen normal in Zweizahl auf. Auch bei Cucurbitaceen finden wir

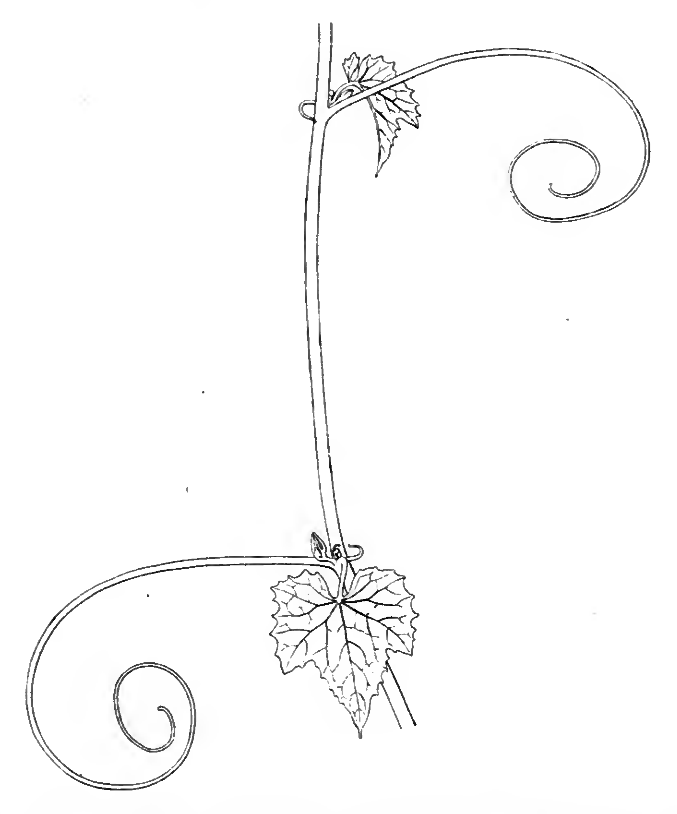


Fig. 1352. Pilogyne suavis, Sproßstück, neben jedem Blatte steht eine entwickelte und eine verkümmerte, scheinbar einfache Ranke.

die Zweizahl der Vorblätter an Keimpflanzen nicht gerade selten, so namentlich bei Benincasa, wo auch späterhin noch zwei sichtbar sind, während sie bei anderen Cucurbitaceen nur an Keimpflanzen aufzutreten pflegen. So bei Coccinia indica, wo sie sich ziemlich lange erhalten. Man findet hier wie bei Momordica balsamina Übergänge der Vorblätter zu den Ranken. Übrigens verhalten sich die Keimpflanzen einer und derselben Art ungleich, die einen haben Vorblätter, bei den anderen fehlen sie. Verfolgt man die Entwicklung der Keimpflanzen von Benincasa, so sieht man an den ersten Axillarknospen ein oder zwei, später regelmäßig zwei Vorblätter, von denen eines zur (zunächst rudimentären) Ranke umgebildet ist, gelegentlich unterbleibt auch diese Umbildung. An diesen Ranken zeigt die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte in den Jugendstadien nicht selten deutlich die Anlage einer Blattspreite (was auch bei anderen Cucurbitaceen öfters beobachtet werden kann), die aber durch die zur Rankenbildung führende Streckung im fertigen Zustand

nicht mehr zu erkennen ist. Das andere Vorblatt war selten laubblattartig (Fig. 1353 *1*), meist ungegliedert (wobei aber die Entwicklungsgeschichte noch Spuren der Gliederung aufweist), kahnförmig (Fig. 1353 *4*), tief grün. Es trägt ein oder zwei Nektarien. Bei Pilogyne suavis finden wir auch auf der kathodischen Seite der Blattachsel eine Ranke, die aber viel kleiner ist, als die auf der anodischen Seite stehende (Fig. 1355). Offenbar genügt zum

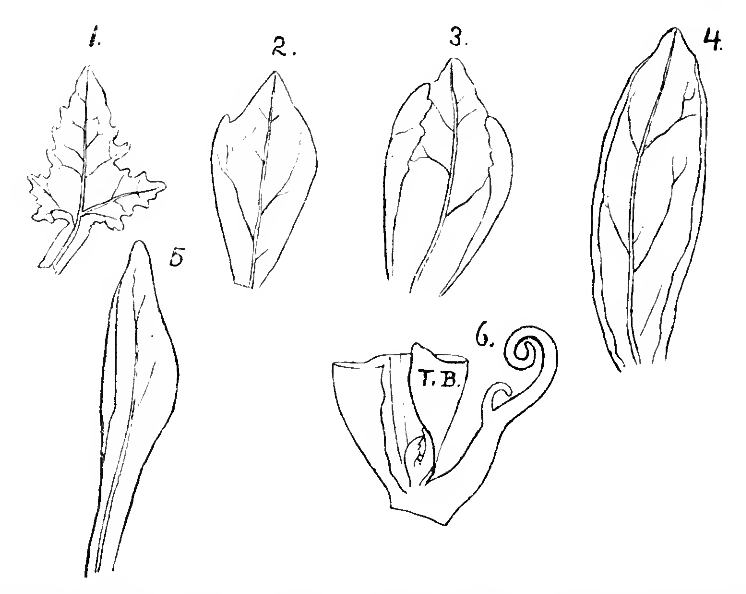


Fig. 1353. Benincasa cerifera, *1*—*5* Vorblätter (vergr.), *5* (stark gestrecktes Vorblatt) bildet einen Übergang zu einer Ranke. In *6* ist ein Teil des Tragblattes (*T. B.*) mit dargestellt, die Ranke zweiarmig. (Nach A. Mann.)

Klettern je e i n e axillar stehende Ranke, die Pflanze hebt sich an der Stütze empor, wie ein Turner, der, frei schwebend an einer Leiter emporkletternd, abwechselnd den rechten und den linken Arm gebraucht (wie ja auch bei den Sproßranken von Ampelopsis die Rankenarme abwechselnd rechts und links gestellt sind).

Es läßt sich aus der Gesamtsymmetrie der Pflanze verstehen, wie diese Förderung der einen Seite des Achselsprosses zustande gekommen ist.

Cucurbita ist „spirotroph“ [1]). Die Achselsprosse sind dementsprechend nicht in der Mitte der Blattachseln, sondern nach der „anodischen“ Seite — in dem Diagramm Fig. 1354 nach rechts „verschoben“. Das hat, zusammen mit der Tatsache, daß an der blühenden Pflanze der Achselsproß zunächst klein bleibt, während die an ihm entstandene Blüte rasch heranwächst, zu Mißverständnissen geführt [2]). In Wirklichkeit ist die Sache die: an dem Achselsproß *A* entsteht auf der „geminderten“ Seite eine Blüte *Bl*, deren Deckblatt (das α-Vorblatt des Achselsprosses) meist verkümmert ist. Auf der geförderten Seite entsteht die Ranke R_1 (das β-Vorblatt des Achselsprosses *A*).

[1]) D. h. es findet eine Förderung der Organbildung in einer schraubenförmig zur Achse verlaufenden Zone statt. Der aufwärts gerichtete Teil der Schraubenlinie ist der „anodische“, der abwärts gerichtete der kathodische. Das *B*-Vorblatt des Achselsprosses steht immer auf der anodischen, das (häufig verkümmernde) α-Vorblatt auf der kathodischen Seite.

[2]) Namentlich dem, daß man die Blüte *Bl* für den Achselsproß des Laubblattes *B*, den wirklichen Achselsproß aber für einen „Bereicherungszweig“ hielt.

Im einfachsten Falle (der aber, wie wir sehen werden, wahrscheinlich keineswegs das ursprüngliche Verhalten darstellt) wird dieses Vorblatt allein zur Ranke.

So ist es bei Cucumis, deren Ranke auch anatomisch durchaus mit dem Bau der Blätter übereinstimmt. Bei anderen Cucurbitaceen dagegen bilden sich „verzweigte Ranken“ (z. B. Fig. 17). Richtiger würde man — wie dies in der 1. Aufl. vorgeschlagen wurde — sagen Rankenträger, welche Sproßachsen darstellen, an denen zu Ranken umgebildete Blätter stehen, denn außer dem Vorblatt, in dessen Achsel ursprünglich der Rankenträger steht, bilden sich noch andere Blätter als Ranken aus, und stellen so die Rankenarme dar. Diese Rankenträger sind in schönster Ausbildung bei Cucurbita vorhanden. Sie sind radiär verzweigt, die Ranken stehen am Ende der Rankenträger dicht zusammen. Dieser letztere kann sich nicht wie die Ranken einkrümmen, was damit zusammenhängen dürfte, daß er verhältnismäßig früh ausgewachsen ist. Der Rankenträger kommt auf folgende Weise zustande. In der Achsel des zur Ranke umgebildeten Vorblattes bildet sich ein Achselsproß. Dessen Deckblatt (die Ranke) wächst aber „an ihm hinauf“, wie das ja auch sonst oft vorkommt und unterscheidet sich — abgesehen von der Größe — weiter nicht von den anderen „Rankenarmen“. Deren Zahl kann sich bis auf ein Dutzend belaufen, aber bei manchen Cucurbitaceen auch bis auf einen vermindern (vgl. z. B. Fig. 1276 *III*). Dann ist also außer dem zur Ranke umgebildeten Vor-(bzw. Deckblatt) nur noch ein weiterer Rankenarm vorhanden. Dieser nimmt den Vegetationspunkt des Achselsprosses ganz in Anspruch, entsteht also „terminal“. Nun kann auch die Ausgliederung dieses letzten Rankenarmes unterbleiben, dann kann die einzige Ranke (die einem Vorblatt entspricht) terminal auf einem, Sproßbau zeigenden Rankenträger stehen. Es kommt dann (z. B. bei Pilogyne Fig. 1352) eine „einfache Ranke“ zustande, welche aber eine andere Entstehung und in ihrem basalen, den Rankenträger entsprechenden Teil einen anderen anatomischen Bau hat, als die von Cucumis — wenn man nicht bei letzterer etwa annehmen will, es sei auch hier ein Rankenträger vorhanden, der aber Blattstruktur angenommen habe. Das läßt sich nicht beweisen. Die oben erzählte Gestaltung aber läßt sich abgesehen von dem entwicklungsgeschichtlich-anatomischen Nachweis auch dadurch verfolgen, daß es gelingt, die Rankenträger z. B. an Cucurbita künstlich in Sprosse, die Rankenarme in Blätter umzubilden[1]. Auch ohne künstliche Eingriffe tritt die Sproßnatur der Rankenträger oft deutlich hervor.

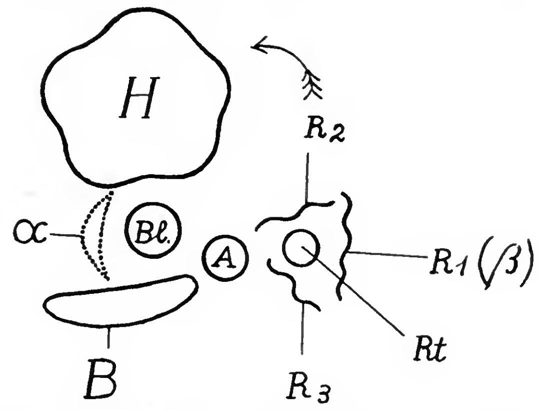


Fig. 1354. Diagramm der Rankenstellung bei Cucurbita. *H* Hauptsproß, *B* Blatt, in dessen Achsel seitlich ein Achselsproß *A* steht. An diesem links seitlich eine Blüte, deren Deckblatt (α-Vorblatt des Achselsprosses) verkümmert ist. Das β-Vorblatt R_1) zur Ranke umgebildet, bildet als Achselsproß einen Rankenträger *Rt*, dessen Blätter alle zu Ranken (R_2 und R_3) entwickelt sind. Der Pfeil bezeichnet die Richtung der Spirotrophie.

[1]) Trinkgeld, a. a. O.

Die „Ranken“ des Gartenkürbisses bestehen wie erwähnt aus einem „Träger“ und einer Anzahl von dessen Gipfel ausstrahlenden Armen. Letztere stehen am Stiele spiralig. Nicht selten tritt diese Spiralstellung durch Streckung der Internodien des Stieles hervor, man findet dann einzelne Ranken an der Basis des Trägers. Bei den Keimpflanzen unterbleibt anfangs die Streckung des Rankenträgers. An von mir beobachteten Rankenträgern hatte jeder Rankenarm eine Axillarknospe, die sich nicht selten zur Blüte entwickelte. In einzelnen Fällen waren die Rankenträger zu Sprossen geworden, an welchen die Ranken nach oben hin in Blätter übergingen, oft in der Art, daß nur die eine Hälfte der Blattlamina ausgebildet war, während die andere fehlte und der Mittelteil des Blattes sich über die Blattfläche hinaus in Form einer kleinen Ranke verlängerte. Phylogenetisch sind die Rankenträger meiner Ansicht nach aus Blütenständen hervorgegangen, ebenso wie die von Antigonum leptopus. D. h. also nach dieser Auffassung stand in der Achsel eines Vorblattes des Achselsprosses bei blühbaren Cucurbitaceen eine Infloreszenz [1]), in der des anderen eine Blüte. Auf der anodischen Seite wurde die Infloreszenz zum Rankenträger auf der kathodischen Seite verkümmert gewöhnlich das Vorblatt. Dann setzte eine Reduktion der Rankenträger ein, welche wie oben auseinandergesetzt wurde, so weit gehen kann, daß nur Eine Ranke übrig bleibt. Es liegt also nach der hier vertretenen Auffassung bei der Rankenbildung der Cucurbitaceen eine Reduktionsreihe vor: die Rankenträger gingen hervor aus Infloreszenzen [2]), deren Deckblatt ebenso wie das der unteren Blüten zur Ranke umgebildet wurde. Die Blüten verkümmerten ganz und gar. Es entstand ein mehrarmiger Rankenträger. Die Zahl der Ranken sank auf zwei, dann auf eine, schließlich wurde auch kein Rankenträger mehr gebildet.

Daß diese Anschauung, soweit sie den phylogenetischen Werdegang zu verfolgen sucht nur eine hypothetische sein kann, braucht nicht besonders betont zu werden.

Das ontogenetische Zustandekommen der Ranken aber ist jetzt nicht mehr zweifelhaft, ebensowenig ihre „morphologische Bedeutung“. Es ist also nicht notwendig auf die anderen Deutungsversuche einzugehen [3]). Weshalb die Enträtselung eine schwierige war, geht ja aus der kurzen obigen Darlegung hervor.

Näher zu untersuchen sind die Verhältnisse bei den Zanonieen. Ich führe von den früher (1885) in Java gemachten Notizen nur an, daß hier gabelig verzweigte Ranken sich finden, deren beide Arme zu langen Haftscheiben werden (Fig. 1355 *I*), während der untere Teil sich später schraubenförmig einkrümmt. An der Keimpflanze sind die Primärblätter zu kleinen Schüppchen verkümmert. In der Achsel der beiden untersten finden sich (wenigstens zunächst) ruhende Knospen mit zwei Vorblättern. Weiter oben findet sich in der Blattachsel eine zweiarmige „Ranke“, deren Arme auch ohne Berührungsreiz zu Haftscheiben werden. Meiner Ansicht nach sind die beiden „Rankenarme“ auch hier die Vorblätter eines Sprosses, dessen unterer Teil als Rankenträger ausgebildet ist, der aber im Unterschied zu Cucurbita die Fähigkeit hat, sich, wenn die Rankenarme gefaßt haben, einzurollen — ähnlich, wie dies ja auch bei Antigonum teilweise (d h. bei einem Stück des Rankenträgers) der Fall ist. Nur steht der vegetative Achselsproß hier unterhalb des Ranken-

---

[1]) Diese Vermutung bleibt natürlich eine bloße Annahme, solange wir nicht Cucurbitaceen kennen, an deren Infloreszenzen wie bei Antigonum Deckblätter zu Ranken ausgebildet sind.

[2]) Daß diese auf der Plusseite des Achselsprosses, die Einzelblüte auf dessen Minusseite stehen, entspricht ganz den oben dargelegten Symmetrieverhältnissen.

[3]) Noch weniger auf die Angriffe, welche gegen die Darlegungen in der 1. Aufl. gerichtet wurden!

sproßträgers und der Rankenträger stellt nach Hervorbringung der zwei Vorblätter sein Wachstum ein. Diese Deutung würde die Rankenbildung in Übereinstimmung mit der der übrigen Cucurbitaceen bringen: bei all diesen Pflanzen würde es sich um steril gewordene Infloreszenzen handeln. Übrigens bleibt die Deutung der Rankenträger im wesentlichen dieselbe, auch wenn man sie für umgebildete vegetative Sprosse hält. Aber offenbar ist es nicht zufällig, daß, wie bei Besprechung der aus Sproßachsen hervorgegangenen Kletterorgane noch besonders zu betonen sein wird, gerade Blütenbildung und Ausbildung von Klettervorrichtungen miteinander in Beziehung stehen.

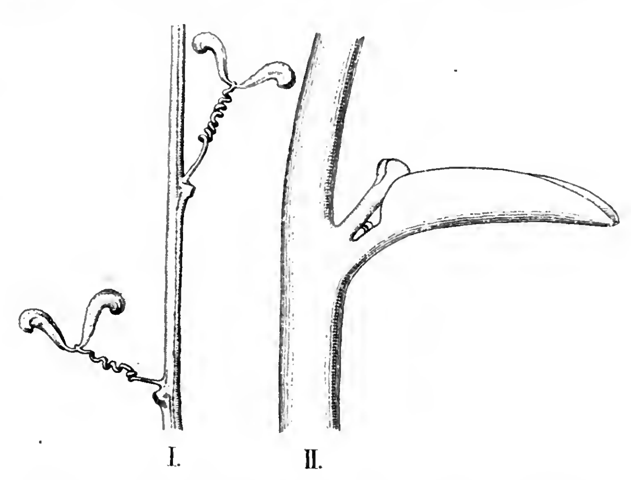


Fig. 1355. Zanonia macrocarpa (Java 1885). *I* Stück eines Sprosses (verkl.) mit axillaren Ranken (Stützblätter abgefallen). Die Rankenarme sind zu langgestreckten Haftscheiben geworden. *II* Sproßstück einer Keimpflanze, in der Achsel des Blattes eine Ranke und eine Knospe.

Die Beispiele, die oben für Rankenbildung gegeben wurden, waren den Dikotylen entnommen. Bei Monokotylen ist Rankenbildung selten. Die von Smilax wurde früher schon kurz besprochen. Bei Gloriosa und Littonia dient die Vorläuferspitze der einfachen Blätter als Ranke (vgl. p. 1336). Für die Vermutung, an die man auch denken könnte, daß die Blattspreite hier eigentlich zur Ranke umgebildet, der Blattgrund (der aber ganz allmählich in jene übergehen würde) ähnlich wie etwa bei Nepenthes spreitenartig ausgewachsen sei, lassen sich weder aus der Keimungsgeschichte noch sonst, soweit ich sehen kann, triftige Gründe anführen.

Die Art und Weise, wie die Umbildung von Blättern oder Blatteilen zu Ranken stattgefunden hat, läßt sich nach dem Obigen deutlich wahrnehmen. Welche Ursachen bei den Ranken, die eine starke Umbildung der Blätter darstellen, in Betracht kommen, ist ganz unbekannt. Man kann, ähnlich wie dies p. 29 für die Schlauchblätter von Sarracenia angedeutet wurde, annehmen, daß z. B. die Fadenranken „zufällig“ aufgetretenen Abnormitäten von Blättern ihren Ursprung verdanken. Tatsächlich gibt es z. B. bei Sambucus nigra Formen, deren Blätter in fadenförmige Zipfel ausgezogen sind (f. filifera), die, wenn sie mit Reizbarkeit ausgerüstet wären, als Kletterorgane dienen könnten. Indes ist eine solche Vermutung auch wenig befriedigend.

§ 34. **Blattdornen.**

Bei Besprechung der Rankenbildung wurde erwähnt, daß bei einigen Pflanzen dieselben Blätter sowohl als Laubblätter wie als Ranken funktionieren können. Ähnlich ist es bei der Dornenbildung. Es gibt Blätter, die als Assimilationsorgane tätig sind, zugleich aber durch die harte Be-

schaffenheit ihrer Gewebe und ihre scharfe Spitze als Dornen bezeichnet werden können — wobei nicht in Betracht kommt, ob sie dadurch etwa der Pflanze als Schutz gegen deren Feinde dienen. So die „Phyllodien“ von Acacia armata und die Blätter einiger Proteaceen. In Fig. 1356 ist eine Proteacee abgebildet, deren Zweige am Anfang der Vegetationsperiode einfache flache Blätter hervorbringen, später aber dornenförmige, verzweigte, von annähernd kreisförmigem Querschnitt erhalten (das ringsherum verlaufende, von zahlreichen Stabzellen durchsetzte Palisadenparenchym ist auf einer kurzen Strecke der Unterseite durch kürzere Zellen ausgezeichnet, so daß dadurch noch ein kleiner Unterschied zwischen Ober- und Unterseite sich wahrnehmen läßt).

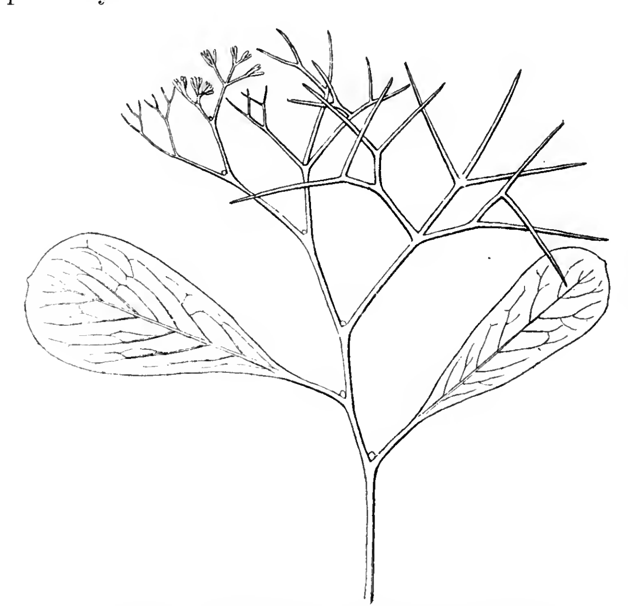


Fig. 1356. Hakea trifurcata R. Br. Untere Blätter einfach und flach, obere verzweigt und zylindrisch.

Die flachen Blätter haben Ober- und Unterseite wesentlich gleich gebaut, sie sind aber gegen Wasserabgabe weniger stark geschützt. Ihre Epidermis ist nicht so dick, die Spaltöffnungen sind nicht wie bei den zylindrischen Blättern in Gruben versenkt. Mag auch die Gesamtoberfläche der zylindrischen, verzweigten Blätter hinter der der flachen nicht zurückstehen, so ist doch jedenfalls die vom Lichte getroffene Oberfläche bei letzteren größer als bei ersteren. Bekanntlich wirkt das Licht aber steigernd auf die Transpiration ein. Während ich bei dieser Art keinen Übergang zwischen ganzen und geteilten Blättern beobachten konnte, ist ein solcher bei anderen Hakea-Arten, z. B. H. pectinata in oft ganz allmählicher Abstufung vorhanden.

Bei anderen Pflanzen ist das Blatt zuerst als Assimilationsorgan tätig später als Dorn. Ein Beispiel dafür wurde für die Blätter einiger Papilionaceen schon früher (p. 44) angeführt. Arten von Astragalus, z. B. A. horridus, A. tragacantha u. a., und Carragana, die an trockenen Standorten leben, besitzen gefiederte Blätter. Die Fiederblättchen (die, ihrem Bau entsprechend, an den natürlichen Standorten gewöhnlich offenbar Profilstellung einnehmen)fallen ab, die Blattspindel bleibt stehen und verdornt. Bei einer anderen Leguminose, Cicer subaphyllum, laufen die Blattspindeln in eine hakenförmige Dornspitze aus, und auch die Fiederblättchen sind zu Dornen umgebildet[1]).

Auf andere Weise kommen verzweigte Dornen aus Umbildung einfacher, ungeteilter Laubblätter zustande. So bei Berberis, wo an den

[1]) Vgl. die Abbildung bei Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot., 30. Bd., Heft 4.

Langtrieben die Blätter zu Dornen umgebildet sind. Übergangsstufen zeigen, daß die Blattspreite allmählich am Rande immer tiefer eingeschnitten wird (während sie an Breite abnimmt), indem einzelne der Randzähne (die aber in geringerer Zahl als am Laubblatt auftreten) sich bedeutend entwickeln. Dabei wird dann statt des Assimilationsparenchyms vorwiegend Sklerenchym entwickelt.

Auf je früherem Entwicklungsstadium die Verdornung vor sich geht, desto mehr ist also das assimilierende Blattgewebe reduziert und desto mehr überwiegt das Sklerenchym.

In großem Maße ist diese Verdornung von Blättern eingetreten bei vielen Kakteen, deren Dornen [1]) sehr verschiedener „morphologischer Wert" zugeteilt worden ist.

Die Dornen sitzen gewöhnlich in Büscheln auf sehr kurz bleibenden Sproßachsen, also auf Kurztrieben. Die von mir vertretene Auffassung, daß die Dornen umgewandelte Blätter seien, ist durch die Untersuchungen von Ganong [2]) durchaus bestätigt worden. Wir beschränken uns hier auf einige Angaben über die Dornenbildung der Opuntien. Eigentümlich ist schon die Anordnung der Dornen z. B. bei O. arborescens, wo sie alle auf der Außenseite des sie erzeugenden Vegetationspunktes, also dorsiventral entstehen. Daß die Dornen umgewandelte Blätter sind, ergibt sich schon daraus, daß man alle Übergänge zwischen Dornen und Blättern antreffen und selbst künstlich hervorrufen kann. Wenn ein Achselvegetationspunkt von Opuntia aufhört, Dornen zu erzeugen und anfängt Blätter zu bilden, so ist der Übergang nicht plötzlich, sondern allmählich. Nach dem letzten Dorn kommt ein Gebilde, welches an der Basis blattähnlich ist, darauf ein noch blattähnlicheres. Beim nächsten tritt schon die Spur eines Gefäßbündels und einer Achselknospe auf, dann folgt ein Gebilde, welches nur an der Spitze dornähnlich ist und eine gut entwickelte Achselknospe hat und schließlich folgt ein typisches Blatt. Diese Entwicklung kann man auch künstlich hervorrufen, wenn man den Vegetationspunkt des dornenerzeugenden Kurztriebes durch Abschneiden des Hauptsprosses zum Austreiben veranlaßt. Daß an den noch unausgebildeten Dornen die Basis Blattcharakter annimmt, ist aus der basipetalen Blattentwicklung leicht verständlich: hier ist das Gewebe noch embryonal, während es am Scheitel schon verdornt ist. Was die Funktion der Dornen betrifft, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie Schutzorgane gegen Tiere darstellen. Damit ist nicht gesagt, daß die Verdornung durch Naturzüchtung hervorgerufen wurde. Tiere und Menschen meiden sorgfältigst ein Opuntia-Gebüsch, denn namentlich die kleinen stachelähnlichen Dornen, die mit Widerhaken besetzt sind und sehr leicht abbrechen (das Gewebe der Basis ist mit Ausnahme der zerbrechlichen Epidermis desorganisiert), sind außerordentlich unangenehm.

Blattdornen sind auch die Dornbildungen, die man bei mehreren Aurantieen-Gattungen, z. B. Citrus findet. Sie wurden früher ihrer Stellung wegen für Zweigdornen gehalten. Man findet nämlich mehr oder minder genau in den Achseln der Laubblätter bald einen, bald zwei Dornen, und neben oder zwischen ihnen eine bald ruhende, bald auswachsende Knospe.

[1]) Starke, stechende Gebilde, die aus der Umwandlung von Sprossen oder Blättern hervorgegangen sind, bezeichnen wir als Dornen, nicht als Stacheln, letztere sind „Emergenzen" (vgl. p. 15).

[2]) W. F. Ganong, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Kakteen, Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband zum Jahrg. 1894), p 49 ff., wo auch die ältere Literatur angeführt ist. Selbstverständlich können bei Kakteen außer Dornen auch Stacheln vorkommen, wir haben es hier nur mit ersteren zu tun.

In Wirklichkeit ist aber letztere die eigentliche Achselknospe, deren erstes Blatt (oder deren zwei erste Blätter) verdornt sind[1]).

§ 35. Sonstige umgebildete Blätter.

a) Nektarblätter. In Blüten finden sich Blumenblätter oder Staubblätter, welche zu Nektarblättern umgebildet werden (z. B. bei Ranunculaceen, vgl. den Abschnitt über Blütenbildung).

In der vegetativen Region wird die Umbildung von Nebenblättern zu Nektarträgern zu erwähnen sein.

Daß ganze Blattanlagen dieselbe Umbildung erfahren, ist bis jetzt nur für einige Kakteen bekannt. So bei einer Anzahl Opuntien (vgl. Ganong, a. a. O. p. 56), wo alle Übergänge von Dornen zu Nektarblättern[2]) vorkommen, die sich von den Dornen, abgesehen von der Nektarabsonderung, auch durch ihre Dicke und den Besitz eines Gefäßbündels unterscheiden. Ähnlich ist es bei einigen Mamillarien. Man würde die kreiselförmigen, Honig absondernden Gebilde, die in den Achseln der Mamillen von Mamillaria macrothele und anderen Arten stehen, gewiß nicht für umgewandelte Blätter halten, wenn nicht die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergeben würde, daß sie das in der Tat sind.

Man kann hierher auch zählen die mit Honig absondernden Drüsen versehenen Vorblätter einiger Cucurbitaceen (vgl. p. 1416). Doch geht die Umbildung (den Laubblättern gegenüber) bei ihnen viel weniger weit als bei den Nektarblättern der Kakteen.

b) Daß bei Utricularia Blätter zu „Blattwurzeln“, Haftorganen usw. umgebildet werden können, wurde p. 119 erwähnt, es sei auch an das über Genlisea p. 1 ff. Gesagte erinnert.

Daß auch bei Drosera-Arten die wurzelähnlichen Organe als Blätter aufgefaßt wurden, ist p. 1305 dargelegt worden.

Blätter, welche in den Dienst der vegetativen Vermehrung treten, zeigen die merkwürdigen Brutknospen von Drosera pygmaea (p. 96).

Die Blattgebilde der Blüten werden bei Besprechung der letzteren zu schildern sein.

§ 36. Ursprung und Funktion der Nebenblätter.

Der Ausdruck „Nebenblätter“ (stipulae) wurde von den älteren Autoren teilweise in einem wenig scharf begrenzten Sinne gebraucht. Man verstand darunter außer den eigentlichen Nebenblättern auch beliebige kleine Blätter und Blatteile, wie z. B. Hochblätter und Vorblätter, auch die „Intravaginalschuppen“ am Blattgrund (oder in der Blattachsel) mancher Wasserpflanzen.

Dem gegenüber ist hervorzuheben, daß als „Stipulae“ nur Anhängsel der Blattbasis bezeichnet werden können, welche rechts und links aus dem Blattgrund entspringen, ganz ebenso wie Blattfiedern, Blattzähne usw. aus dem oberen Teile der Blattanlage. Später eintretende Wachstumserscheinungen verdecken in manchen Fällen das ursprüngliche Verhalten.

Im einfachsten Falle streckt sich der Blattgrund noch nach Anlegung der Stipulae und hebt die Stipulae empor („Stipulae adnatae“).

---

[1]) Urban, Ber. der D. bot. Gesellschaft I, p. 313.

[2]) Diese als Nektarien zu bezeichnen, ist nicht wünschenswert. Der Name muß den Organen bleiben, die Nektar absondern.

Vielfach treten tiefergreifende Änderungen ein, die sich aber, wie gezeigt werden soll, durch Vergleich mit verwandten Formen und durch die Entwicklungsgeschichte noch feststellen lassen, wie z. B. bei der „Axillarstipel“ von Ficus, den Interpetiolarstipeln u. a.

Diese Erkenntnis führte vielfach dazu, auch alle anderen Auswüchse des Blattgrundes von der Bildung freier Nebenblätter abzuleiten. Man hielt diese, weil sie bei einer Anzahl von Pflanzen vorkommen (wenngleich mit manchen Abänderungen), für den „Typus“, auf welchen man selbst Gebilde wie die Ligula der Gräser durch Annahme von „Verwachsungen“ usw. zurückzuführen versuchte. Diese bis in die neueste Zeit nachwirkende Annahme [1]) halte ich, wie im folgenden dargelegt werden soll, für eine unberechtigte Verallgemeinerung.

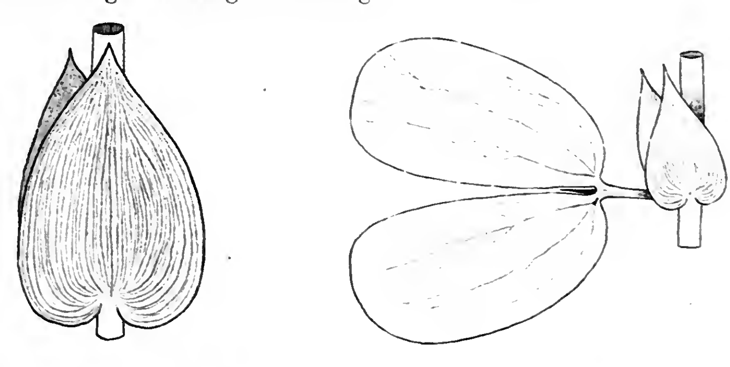


Fig. 1357. Rechts Primärblatt von Cassia basifolia mit 2 Nebenblättern an seiner Basis. (Nach Glück.)

Gewiß kann man in manchen Fällen verfolgen, wie aus ursprünglich freien, rechts und links am Blattgrund entstandenen Nebenblättern später anders gestaltete, z. B. manchmal als fast sackförmige Knospenumhüllung dienende Organe hervorgehen. Aber es scheint mir nicht notwendig, anzunehmen, daß das immer der Fall gewesen sein müsse. Wenn z. B. zwei Nebenblätter später miteinander durch einen auf der Oberseite des Blattgrundes auftretenden Auswuchs vereinigt werden, so beweist das nicht, daß, wenn solche Auswüchse die Ränder einer nicht mit Nebenblättern ausgerüsteten Blattscheide verbinden, man dieser auch ursprünglich den Besitz von Nebenblättern zuschreiben müsse. Warum sollte nicht einfach eine Verstärkung der Blattscheide vorliegen, welche nicht den Umweg über die Nebenblattbildung genommen hat?

Wir sehen zudem, daß (bildlich gesprochen) die Natur recht verschiedene Mittel anwendet, um die häufig durch Nebenblätter ausgeübten Funktionen auch auf andere Art als durch Stipulae zu erreichen.

§ 37. Scheinbare Nebenblätter.

Es geschieht dies, indem andere Teile des Blattes die Funktion, nicht selten auch das Aussehen von Nebenblättern übernehmen. Man

---

[1]) Sie wird auch vertreten durch H. Glück, auf dessen eingehende Bearbeitung der Nebenblätter hier besonders hingewiesen sei. Vgl. H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919. Daselbst auch weitere Literatur.

hat diese dann als „unechte“ Nebenblätter oder „Pseudostipulae“ bezeichnet. Einige Beispiele mögen das erläutern.

Bei Cobaea scandens sind die untersten Fiederblättchen des Laubblattes von den anderen abweichend gestaltet (Fig. 1358, 1359). Während die letzteren in der Weise asymmetrisch sind, daß ihre untere (adaxiale) Hälfte die größere ist, ist bei dem untersten Fiederpaar die obere (abaxiale) Hälfte die breitere. Sie ist an der Basis mit einer ohrförmigen Ausbuchtung versehen. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, daß die Achselknospen unter (bzw. hinter) dem durch die „Ohren“ der hintersten Fiederblätter gebildeten Dach stehen (Fig. 1358) und so gegen Regen und Sonne „geschützt“ sind. Die Stellung ist hier also eine andere als sonst, wenn Nebenblätter eine Knospe schützen, da die ersteren der Knospe ihre Oberseite, die unteren Blattfiedern von Cobaea aber ihre Unterseite zukehren. Ob dieser Schutz für die Knospen von Bedeutung ist, bedarf der Prüfung. Möglich, daß noch anderes in Betracht kommt, indes wird man z. B. dem Umstand, daß Regentropfen in dem seichten von den unteren Blattfiedern gebildeten Becken stehen bleiben, wohl kaum eine besondere Bedeutung zuschreiben können.

Fig. 1358. Sproßstück von Cobaea scandens (nat. Gr.), schief von der Seite gesehen. Das unterste Fiederpaar des (nicht ganz gezeichneten) links stehenden Blattes hat zwei lappenförmige Auswüchse, die ein Dach über der Achselknospe bilden.

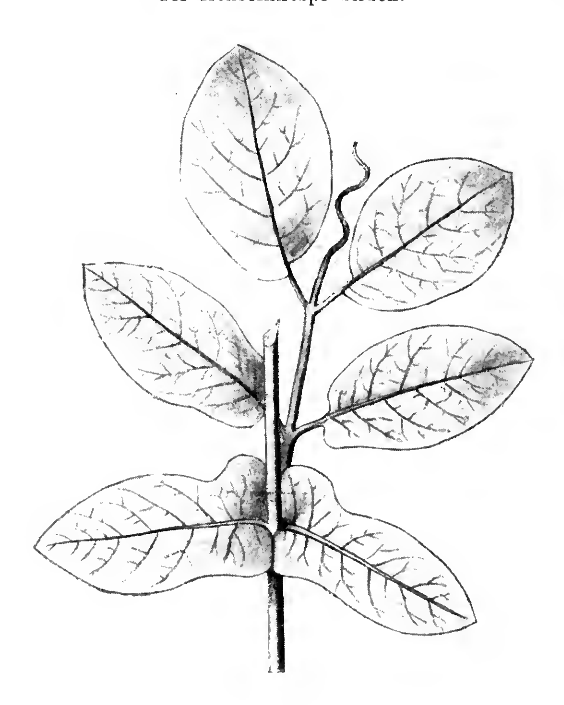


Fig. 1359. Blatt von Cobaea scandens, von der Oberseite. Von der terminalen Ranke ist nur ein kurzes Stück gezeichnet. Die beiden untersten Blattfiedern sind nach oben hin mit einem Auswuchs versehen.

Ein auffallendes Beispiel für die Verwendung der unteren Fiederblätter als „scheinbare“ Stipulae zeigt eine im Buitenzorger Garten kultivierte Guilandina aus Ceram (Fig. 1360). Das Blatt ist doppelt gefiedert, die untersten Fiederblätter sind zu sehr eigentümlich gestalteten, offenbar wie Nebenblätter dienenden Gebilden entwickelt.

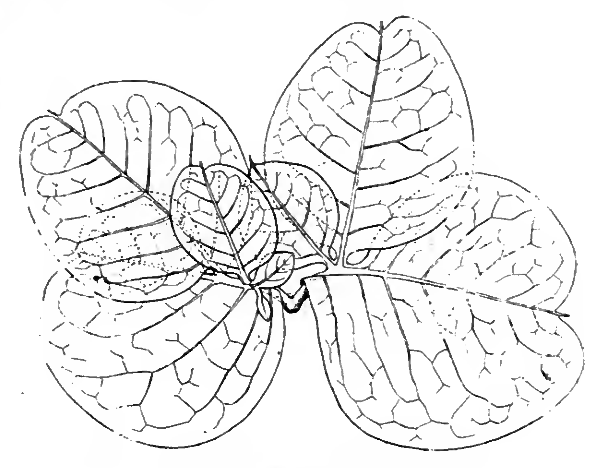


Fig. 1360. Schein-Stipula von Guilandina sp. (Ceram).

Ein ähnlicher Vorgang findet sich bei einigen Papilionaceen. Die Blätter z. B. von Lotus corniculatus und Tetragonolobus siliquosus sind dreizählig und mit zwei scheinbaren „Nebenblättern“ versehen. Unterhalb dieser aber findet sich auf jeder Seite ein kleines Zähnchen, das eigentliche Nebenblatt. Es haben sich also die untersten Fiederblätter hier an Stelle der verkümmerten Nebenblätter ganz nebenblattartig entwickelt[1]).

Werden so in manchen Fällen die Stipulae von den Fiederblättern ersetzt, so sehen wir andererseits bei manchen Pflanzen Auswüchse an der Basis der Blattspreite, die man als „Öhrchen“ bezeichnet hat, zu nebenblattartigen Bildungen heranwachsen.

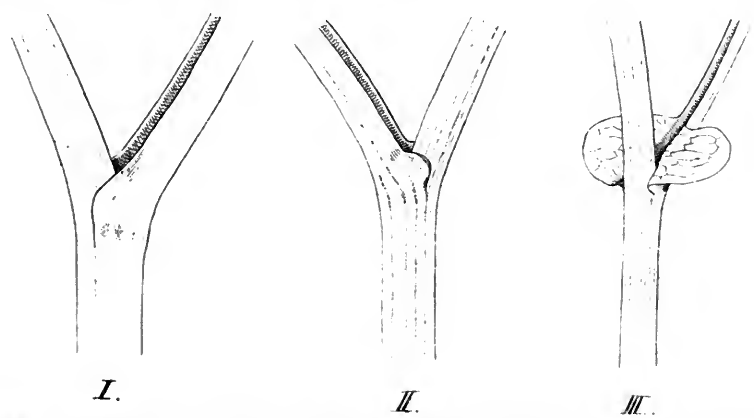


Fig. 1361. Adenostyles albifrons, Ausbildung der Blattscheide. *I* ein unteres Blatt, *II* und *III* weiter oben an der Sproßachse stehende Blätter.

Die Blätter am unteren Teile der Stengel von Adenostyles albifrons besitzen einen scheidenförmigen Blattgrund (Fig. 1361 *I*). Dieser

[1]) Die Annahme von Glück (a. a. O. p. 65), daß bei Pisum „Pseudostipulae“ sich finden und die eigentlichen Nebenblätter verkümmert seien, trifft nicht zu. Man kann an den Keimpflanzen von Pisum sativum deutlich verfolgen, wie an den Primärblättern zunächst „gewöhnliche“ Nebenblätter auftreten, die bei den Folgeblättern dann mehr und mehr die Gestalt von Blattfiedern annehmen.

zeigt bei den weiter oben stehenden Blättern zwei lappenförmige Erweiterungen, die sich bei *III* zu ganz stipulaähnlichen Gebilden gestaltet haben. Der einzige Grund, sie nicht als Stipulae zu bezeichnen, könnte eben nur darin liegen, daß die unteren Blätter nicht damit versehen sind; dafür können wir aber eine Beziehung angeben. Die unteren Blätter umhüllen nur die Stammknospe, die oberen die massigeren Infloreszenzanlagen. Dem entspricht die flügelförmige Erweiterung des Blattgrundes, die zur Bildung der „Nebenblätter" geführt hat. Ebenso sind sie wohl bei den meisten nebenblattführenden Pflanzen entstanden, nur pflegen sie dann bei allen Blättern aufzutreten.

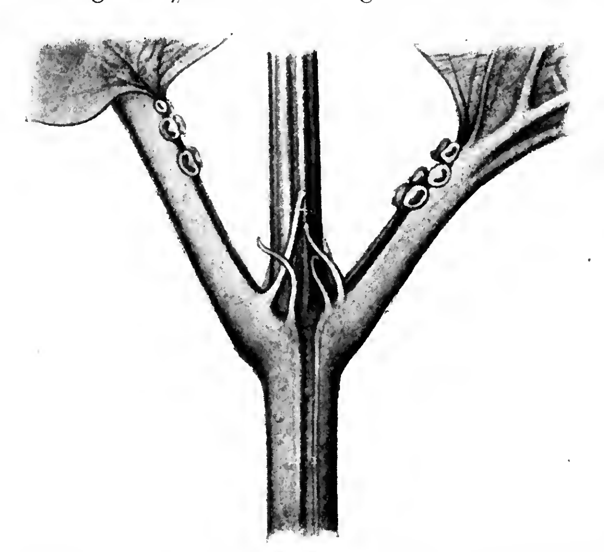


Fig. 1362. Viburnum Opulus. Sproßstück, 2mal vergr. An der Basis der beiden Blätter zwei Paare von „Nebenblättern".

Auch bei den Caprifoliaceen finden sich nur scheinbare Nebenblätter. LUBBOCK[1]) hat darauf hingewiesen, daß in der Gattung Viburnum nur Vib. Opulus Nebenblätter besitze und dies damit in Zusammenhang gebracht, daß diese „Nebenblätter" in den Zwischenräumen zwischen den Blattbasen so gestellt sind, daß sie die Stammknospe schützen. Indes ist hervorzuheben, daß die „Nebenblätter" an ihrer Spitze fast stets Drüsen tragen, und ferner, daß sie an der Basis eines Blattes oft zu zweien auftreten[2]) (Fig. 1362). Außerdem findet man unterhalb der Lamina eine Anzahl schüsselförmiger Drüsen (die auch bei uns von Ameisen besucht werden), das Sekret dürfte beim Knospenschutz beteiligt sein. Schon das Vorhandensein von Übergängen zwischen den sitzenden Drüsen und den nebenblattähnlichen Organen weist darauf hin, daß beide miteinander gleichen Ursprung haben, oder „homolog" sind. Sie sind veränderte Randteile der Blattspreite oder wenn man will, umgebildete Blattzähne. Die Spreite zieht sich als Saum bis an den Blattgrund hinunter und bildet

[1]) LUBBOCK, On buds and stipules, London 1899.

[2]) Ganz ähnlich verhält sich Impatiens glandulosa. Die unteren Blattzähne des Blattes sind zu Drüsen umgebildet, solche gestielte Drüsen finden sich auch an dem Saume, welcher die Basis der opponierten Blätter verbindet, in Zwei- oder Mehrzahl. Man würde sie als Stipulae betrachten, wenn sie aus dem Blattgrund entspringen würden. Viburnum Opulus entsprechende Bildungen zeigt (an kräftigen Trieben) auch Sambucus nigra. Hier finden sich zwischen den beiden gegenständigen gefiederten Blättern je zwei bis drei annähernd zylindrische oder mehr abgeflachte, an ihrer Spitze eine Drüse tragende „Nebenblätter". Ganz ebensolche finden sich oft in Einzahl an der Basis jedes der beiden Blätter der zwei untersten Fiederpaare, oft sind sie auch blättchenähnlich ausgebildet und wohl als Seitenfiedern zweiten Grades zu betrachten, die aber oft nicht zur Entwicklung kommen. Bei vielen Pflanzen ist die Fähigkeit einer höheren Blattgliederung „latent" vorhanden. Auch die unteren Fiederblättchen der Kartoffel zeigen z. B. öfter die Andeutung der Bildung von Fiederblättchen zweiter Ordnung, und bei besonders kräftigen Exemplaren können diese auch ganz entwickelt sein.

dort die „Pseudostipulae“. Will man diese Nebenblätter nennen, so kann man das auch tun — ihre Entstehung ist jedenfalls klar, und ganz scharfe Grenzen zwischen Nebenblättern und nebenblattähnlichen Organen lassen sich nicht ziehen.

Zu letzteren kann man auch die merkwürdigen Gebilde zählen, welche die riesigen Knospen — die von Gunnera manicata erreichen 20 cm Durchmesser — mancher Gunnera-Arten einhüllen. Es treten in den Achseln der Blätter „Axillarstipeln“ auf.

Es liegt hier eine der auffallendsten Beziehungen zwischen Größe und Organbildung innerhalb einer und derselben Gattung vor. Die „Axillarstipeln“ von Gunnera chilensis [1]) und G. manicata sind von beträchtlicher Größe (6—7 cm Länge). Sie sind von Leitbündeln durchzogen und dienen in der Ruhezeit auch der Stoffspeicherung außer dem Knospenschutze. Der Schutz, welchen sie bieten, wird dadurch erhöht, daß sie durch Schleim miteinander verklebt sind. Man kann sie wohl am besten ableiten von schleimabsondernden Drüsen, die als Auswüchse der Blattbasis bzw. in den Blattachseln auch sonst auftreten, hier aber auch andere Funktionen und riesige Größe erreicht haben.

§ 38. Echte Nebenblätter.

Kehren wir zu den „echten“ Stipeln und deren Funktion zurück. Daß diese zunächst der Knospenschutz ist, wurde oben schon hervorgehoben. Es erfolgt in zweifacher Weise: Die einen Nebenblätter schützen die Blattspreite des Blattes, an dem sie entspringen (mit dem darüber liegenden Sproßteil), z. B. Cunonia capensis, Castanea vesca, Amicia Zygomeris u. a., andere die des nächst höheren Blattes bzw. der Endknospe (Cinchona-Arten, Magnolia, Ficus, Liriodendron u. a.).

Vielfach ist dies ihre einzige Aufgabe: bei Bäumen mit streng periodischer Entwicklung, wie z. B. bei der Eiche und der Buche fallen die Nebenblätter nach der Entfaltung der Winterknospen ab, sie sind „hinfällig“ (stipulae caducae der beschreibenden Botanik). Wir sehen bei den Knospen dieser Pflanzen, daß an den äußeren Blättern die Blattspreite frühzeitig verkümmert, also nur die Nebenblätter in Funktion treten, während nach innen hin die Laubblattanlagen ihre normale Größe gewinnen. Die Verkümmerung der Blattspreite an den Blättern, deren Nebenblätter während der R u h e z e i t als Schutzorgane dienen, erfolgt aber, wie andere Pflanzen zeigen, in sehr ungleichem Grade, bald früher, bald später.

Bei Liriodendron tulipifera wird am Ende der Vegetationsperiode das Blatt mit Spreite, Stiel und den beiden Nebenblättern noch vollständig angelegt, aber nur die letzteren bleiben (als „Knospenschuppen“) stehen, das Blatt selbst verkümmert und fällt ab (Fig. 1363). Auch an dem nächsten Blatte (das sich im Frühjahr zuerst entfalten sollte) entwickeln sich nur die Nebenblätter weiter. Hier verkümmert also die Blattanlage erst auf einem späten Entwicklungsstadium, aber der Vorgang ist doch im Grunde derselbe wie bei den oben besprochenen Pflanzen (Fagus, Quercus). Die Anregung dazu wird ohne Zweifel durch die Sproßachse übermittelt, deren Internodien zwischen den Knospenschuppen ja auch äußerst kurz bleiben.

In anderen Fällen nehmen die Nebenblätter an der Assimilationsarbeit der Laubblätter teil und leben so lange als diese („stip. persistentes“).

[1]) Vgl. REINKE, Morphol. Abhandl. Leipzig 1873, p. 78 ff.

Daß die Stipulae basale Auswüchse der Blattanlage sind, spricht sich auch in dem Verlauf der Gefäßbündel aus.

Wie schon in de Bary's vergl. Anatomie hervorgehoben wurde, sind die in die Nebenblätter eintretenden Bündel meist Abzweigungen der Blattbündel. In den von Colomb [1]) untersuchten Fällen fand dies überall statt. Indes würde ich ein Organ, das sonst die Charaktere eines Nebenblattes hat, auch so benennen, wenn es selbständige Gefäßbündel erhielte und Colomb's Ableitung der Stipulae von den Ligularbildungen halte ich für verfehlt, was im folgenden noch weiter begründet werden soll.

Ihre zeitliche Entstehung ist keine fest bestimmte, im allgemeinen dürfte die von Massart [2]) hervorgehobene Beziehung zutreffen, daß die Nebenblätter um so früher entstehen, je früher sie als Schutzorgane in Tätigkeit treten. Bei Hydrocotyle z. B., wo sie das Blatt, an dem sie entspringen, einschließen, bilden sie sich sehr früh, vor dem Auftreten irgendeiner Gliederung der Blattanlage [3]). Meist haben die Nebenblätter aber nur die jüngeren Blätter der Knospe zu schützen, dann entstehen sie vor [4]) oder nach dem Auftreten der Gliederung des „Oberblattes“, wenn ihre Funktion eine unbedeutende ist, oder sie zur Verkümmerung neigen, entstehen sie verhältnismäßig spät.

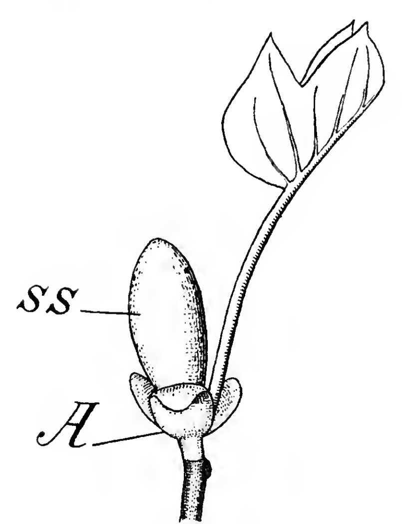


Fig. 1363. Liriodendron tulipifera. Knospenentfaltung. Bei *A* ist das Blatt verkümmert, während seine beiden Nebenblätter ausgebildet u. als Knospenhüllen tätig waren. Die zum in Entfaltung begriffenen Blatt gehörigen Nebenblätter liegen muschelschalenförmig aufeinander — wenn sie verwachsen wären, würden sie eine „Tute“ bilden.

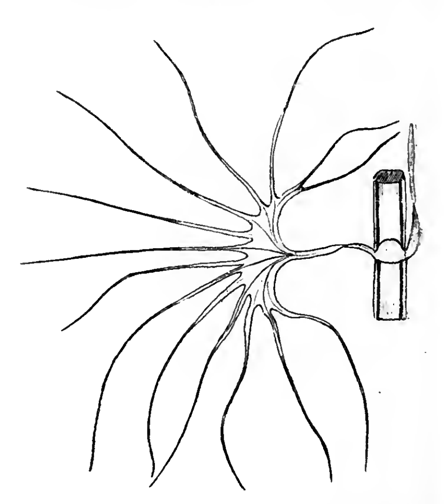


Fig. 1364. Ervum monanthos. (Nach Glück.) Die zwei Stipulae eines Blattes. Die eine rechts ist schmal und lineal, die andere gestielt und in Zipfel geteilt.

[1]) Recherches sur les stipules. Annales des scienc. nat., Ser. VII, 6 (1887).

[2]) Die Abbildungen z. B. von Hydrocotyle sind in der betr. Abhandlung freilich zu wenig klar, um ganz beweisend zu sein.

[3]) Bei Cunonia capensis sollen sie nach Massart sogar vor der Spreitenanlage auftreten. Mir scheint dieser Fall, welcher eine Ausnahme von einem sonst ganz allgemeinem Verhalten bedingen würde, weiterer Untersuchung bedürftig.

[4]) Vgl. Glück a. a. O.

Eine solche Verkümmerung der Stipulae tritt sehr häufig ein, es lassen sich die Nebenblätter dann noch als kleine Zähnchen nachweisen oder sie schlagen ganz fehl. Dieses Fehlschlagen ist teleologisch dann leicht verständlich, wenn der Knospenschutz auf andere Weise erzielt wird. Es wurde ein derartiger Fall schon früher besprochen (p. 394): die Blätter von Lathyrus Clymenum haben äußerst reduzierte, zuweilen gar nicht mehr nachweisbare Nebenblätter: die Verbreiterung der ganzen Blattanlage hat die Nebenblätter als Schutzorgane ersetzt. Ähnlich in anderen Fällen: bei Tropaeolum majus treten die Nebenblätter nur noch bei den beiden ersten Blättern als kleine Spitzchen auf: der verbreiterte Blattstiel selbst schützt hier die Achselknospen.

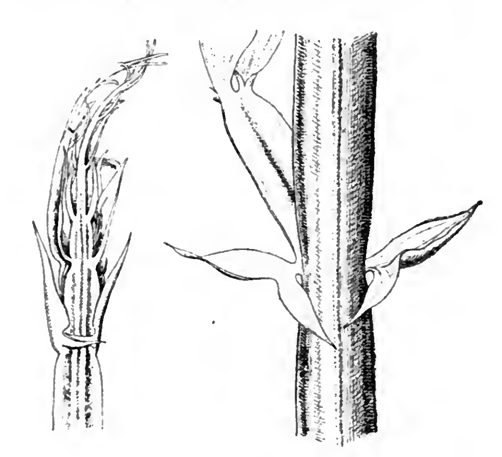


Fig. 1365. Links Ende eines Sprosses von Lathyrus heterophyllus, rechts Sproßstück von Lathyrus latifolius (nat. Gr.). Man sieht die nach unten gerichteten einseitigen Stipularortsätze, welche an dem jungen Sproß von L. heterophyllus noch horizontal eingebogen sind.

Lehrreich sind auch die von LUBBOCK näher untersuchten Verhältnisse bei Helianthemum. Eine Anzahl von Arten, z. B. H. vulgare, tomentosum u. a. haben Stipulae, andere, z. B. H. oelandicum, lasianthum u. a. nicht. Erstere besitzen einen schmalen, letztere einen scheidenförmig erweiterten Blattstiel, dort dienen die Stipulae, hier der Blattgrund dem Knospenschutz. Bei H. guttatum haben die Blätter im unteren Teil des Sprosses keine Stipulae, nahe der Blütenregion treten solche auf (gelegentlich ist eine davon mehr oder minder verkümmert). Nach dem oben für Adenostyles Angeführten ist auch dies biologisch leicht verständlich.

Es würde zu weit führen, hier eine Liste über die Verbreitung der Stipulae in den verschiedenen Familien zu geben.

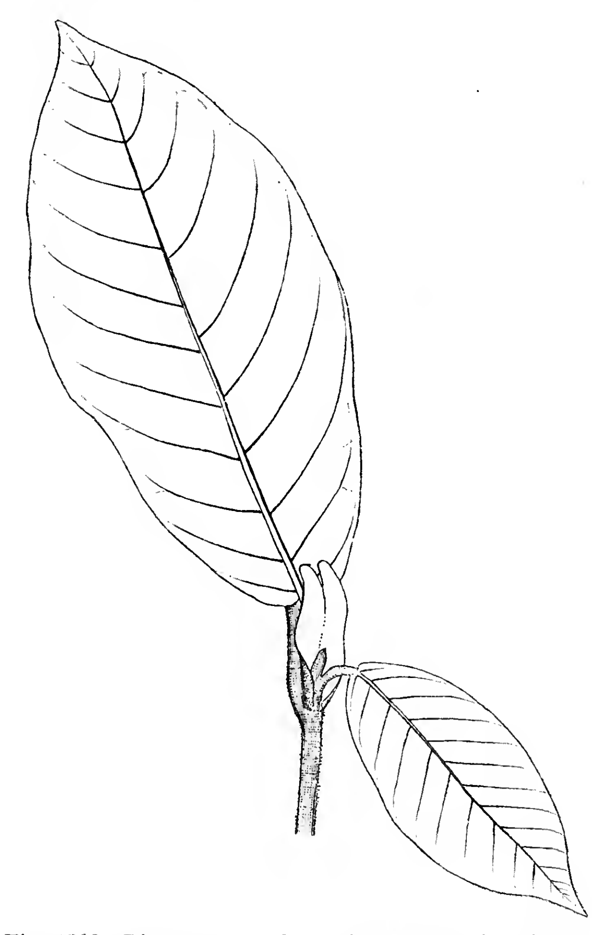
Gestaltungsverhältnisse der Nebenblätter und Umbildungen derselben.

Die Nebenblätter stehen nicht in so mannigfachen Beziehungen zur Außenwelt wie die Blätter. Demgemäß sind auch ihre Gestaltungsverhältnisse einfacher als bei jenen. Größe und Form der Nebenblätter hängen offenbar auf das engste mit dem Knospenschutz zusammen. Wo sie, wie bei Vicia Cracca (Fig. 278), nur die Zwischenräume zwischen den Blattfiedern in der Knospe ausfüllen, sind sie kleiner, als da, wo sie die ganze Knospe decken (vgl. Fig. 269 von Bauhinia). Gestalt und Größe der Nebenblätter ändern sich auch vielfach im Verlauf der Einzelentwicklung, in welchem ja auch die Größe der zu schützenden Knospe steigt. Blütenstandsknospen nehmen z. B. mehr Raum ein als vegetative.

Die Primärblätter von Viola tricolor z. B. haben noch keine Stipulae, dann kommen solche mit einfachen, weiter oben solche mit größeren, in Zipfel geteilten Nebenblättern. Die Zipfel der Stipulae tragen schleimabsondernde Drüsen und dienen auch in dieser Beziehung dem Knospen-

schutz. Ob das bei allen gefransten Stipeln der Fall ist, bedarf näherer Untersuchung.

Nicht selten sind die beiden Nebenblätter eines Blattes voneinander verschieden. Das hängt dann entweder mit der Dorsiventralität oder der Spirotrophie der betreffenden Sprosse zusammen. Bei den dorsiventralen Sprossen vieler Papilionaceen sind, wie früher dargelegt wurde (p. 270), die auf der Lichtseite stehenden Nebenblätter größer als die auf der Schattenseite stehenden. Bei Ervum monanthos ist die kleinere Stipula einfach, die größere am Rande in Zipfel geteilt (Fig. 1364).



Fig, 1366. Dipterocarpus alatus, Sproßgipfel einer jungen Pflanze. Die Nebenblätter des oben stehenden Laubblattes sind auf der dem Blattstiel zugekehrten Seite verwachsen, sie bilden ursprünglich eine die Stammknospe umhüllende Tüte.

Da auch die Achselsprosse der Papilionaceen nach der Lichtseite hin „verschoben" sind (vgl. p. 271), so kann die stärkere Entwicklung der einen Stipula vielleicht auch deren Schutz zugute kommen. Kausal aber hängt die Erscheinung zweifellos mit der Dorsiventralität dieser Sprosse zusammen. Man vergleiche auch das über die Nebenblätter der Begonien p. 262 Angeführte.

Auch bei Vicia pisiformis sind die auf der Sproßoberseite stehenden Nebenblätter mehr als doppelt so groß als die der Unterseite angehörigen.

Die Symmetrieverhältnisse der Nebenblätter sind schon p. 265 besprochen worden. Es genügt also hier nochmals an die starke „Exotrophie" zu erinnern, wie sie namentlich bei den Nebenblättern mancher Papilionaceen vorkommt (Fig. 1365). Ob den sonderbaren Anhängseln, wie sie sich bei Lathyrus u. a. finden, eine bestimmte Funktion zukommt, ist unbekannt [1]).

---

[1]) Vermutungen darüber wurden in der 1. Aufl. p. 558 geäußert.

§ 39. „Verwachsungen“ von Nebenblättern und ähnliche Bildungen.

Wenn die Nebenblätter Hüllorgane für die Knospen darstellen, so ist klar, daß die Umhüllung um so ausgiebiger sein wird, je größer die Nebenblätter sind und je fester sie zusammenschließen.

In Fig. 1363 ist z. B. eine sich eben öffnende Knospe von Liriodendron tulipifera gezeichnet. Die beiden Nebenblätter *ss* des erstentfalteten Blattes (bei *A* wäre eine abgefallene, verkümmerte Blattspreite) liegen so fest aufeinander, daß man glauben könnte, sie seien verwachsen und bilden eine „Tute“, wie sie vielfach anderweitig vorkommt. Wir können dabei unterscheiden:

Verwachsung der Nebenblätter eines und desselben und die Verwachsung der Nebenblätter zweier verschiedener Blätter.

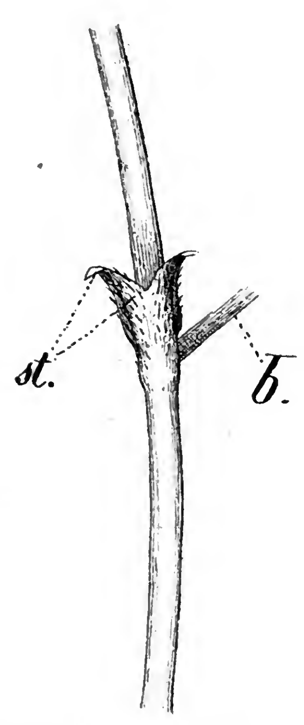


Fig. 1367. Astragalus ascendens. *b* Stiel eines Blattes, zu welchem die aus nach rückwärts verwachsenen Nebenblättern bestehende zweispaltige Stipularbildung *st* gehört.

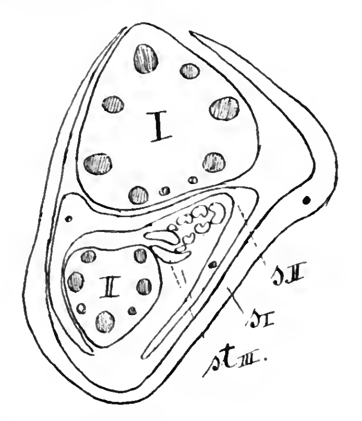


Fig. 1368. Hedysarum obscurum, Knospenquerschnitt vergr. *I*, s_I; *II*, s_{II} zwei Blätter mit ihren Stipularscheiden; st_{III} Querschnitt durch die oberen freien Teile der Stipularscheide vom dritten Blatt.

1. a) Die Verwachsung erfolgt auf der dem Blatt abgewandten Seite, es entsteht dadurch ein „Gegenstipel“, die zusammen mit dem Blattstiel eine Hülle bildet, in welcher die Knospe steckt.

Dafür zeigt Fig. 1367 ein Beispiel: statt zweier getrennter Nebenblätter finden wir hier ein schuppenartiges (z. B. bei Onobrychis trockenhäutiges) Gebilde, das seine Zusammensetzung aus zwei Nebenblättern durch die Zweiteilung an der Spitze erkennen läßt. Es wird dadurch, wie der Querschnitt Fig. 1368 zeigt, ein wirksamer Knospenschutz ermöglicht.

Bei Dipterocarpus (Fig. 1366) greifen die Nebenblätter auch auf die Oberseite des Blattstiels herüber, sie bilden eine die Knospe einhüllende Tute, deren Verwachsung aus zwei Nebenblättern aber leicht noch an dem Vorhandensein zweier Spitzen zu erkennen ist.

Hier ist also schon eine Eigentümlichkeit vorhanden, wie sie sonst bei den „Axillarstipeln“ auftritt.

b) Die Verwachsung erfolgt auf der dem Blatt zugewandten Seite.

Axillarstipeln.

Als Axillarstipeln bezeichnet man solche, die in den Blattachseln stehen. Zuweilen hängen sie mit dem Blattgrund auf eine kürzere oder längere Strecke zusammen.

In einigen Fällen läßt sich zeigen, daß die Axillarstipeln aus den seitenständigen dadurch hervorgegangen sind, daß diese miteinander vereinigt werden durch eine auf der Oberseite der Blattanlage auftretende Neubildung.

Bei Melianthus z. B. bildet sich an der oberen Grenze des Blattgrundes ein Transversalwulst, welcher die beiden seitlichen Ausbreitungen des Blattgrundes miteinander vereinigt und nun mit denselben heranwächst, man kann sagen, die Stipularbildung greift hier auf die Blattoberseite über.

Bei den Ficusarten finden sich Übergänge von freien Stipulae bis zu einer scheinbar als selbständiges Blatt erscheinenden Stipulartute, welche die Knospe einhüllt und als riesig entwickelte Axillarstipel zu betrachten ist, die sich später an ihrer Basis ablöst; so z. B. bei Ficus elastica. Ficus Pseudo-Carica dagegen besitzt freie Stipeln, deren Insertion aber soweit auf jeder Seite auf die Oberseite der Blattbasis herübergreift, daß, wenn wir uns diese Insertionszone auf gemeinsamer Basis emporgehoben denken, wir eine Axillarstipel mit freien oberen Enden (und auf der Außenseite offen) erhalten, wie dies letztere z. B. bei Artocarpus der Fall ist; bei Artoc. integrifolia finde ich übrigens (bei Keimpflanzen) oben einen Einschnitt in der Tute, der die Zusammensetzung aus zwei Nebenblättern erkennen läßt. Je früher die Vereinigung durch den verbindenden Querwulst vor sich geht, desto mehr wird die Axillarstipel als ein einheitliches Gebilde erscheinen. Und wenn die Nebenblätter auch auf der der Blattinsertion gegenüberliegenden Seite miteinander vereinigt werden (vgl. das oben Angeführte), so muß eine geschlossene „Tute“ entstehen.

Lassen sich so die Axillarstipeln von freien seitlichen in manchen Fällen ableiten, so bin ich doch nicht der Meinung, daß dies überall der Fall ist. Es kann dieselbe Bildung auch da auftreten, wo es nie zur Anlegung freier seitenständiger Stipulae kommt, und wo wir auch zur Annahme von solchen keinen Grund haben.

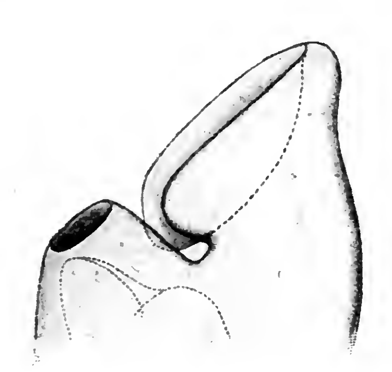
Dikotylen. Als Beispiel möchte ich Caltha palustris anführen. Fig. 1369 zeigt links eine freipräparierte Knospe. Diese ist umhüllt von einem oben offenen, annähernd kegelförmigen Gebilde, der Axillarstipel des rechts stehenden Laubblattes. In der rechts abgebildeten, zu einem Blütenstand sich entwickelnden Knospe ist die Axillarstipel, welche als Knospenschutz dient, der massigeren Ausbildung der Knospe entsprechend mehr entwickelt. In älteren Zuständen finden wir den oberen Teil hornartig ausgezogen oder den einen Rand der Mündung kapuzenartig über den anderen geschlagen, wodurch ein Abschluß nach außen erzielt wird. Das Blatt wird ursprünglich als wulstige Hervorragung des Vegetationspunktes angelegt. Frühe erhebt sich an seiner Basis ein Auswuchs, welcher mit den Seitenteilen des Blattgrundes in Verbindung steht. Der Blattgrund greift bald um die ganze Sproßachse herum, er wächst mit dem Auswuchs der Blattoberseite über den Sproßvegetationspunkt empor und bildet so die erwähnte „Axillarstipel“. Wozu sollen wir in diese zwei

Nebenblätter hineindeuten? Diese sind bei anderen Ranunculaceen selten. Sie finden sich z. B. bei Isopyrum thalictroides [1]).

Von solchen vereinzelten Fällen kann man wohl nicht mit einiger Sicherheit schließen, daß man bei den Ranunculaceen ursprünglich überall Nebenblätter anzunehmen habe und daß die Tute von Caltha „phylogenetisch durch Verschmelzung von seitlichen Stipeln zustande gekommen sein muß" [2]). Weshalb sollte nicht bald eine Verbreiterung des Blattgrundes zur Scheide, bald ein Auswachsen von Lateralstipeln eingetreten sein und von beiden aus eine Weiterentwicklung zur Axillarstipel?

Solche an der Blattbasis sitzende sackartige Knospenhüllen [3]) hat man auch als „Ochrea" bezeichnet.

Die „Ochrea" der Polygoneen entsteht ganz ebenso wie die von Caltha. Auch hier erscheint die Ableitung der Axillarstipeln von seitlichen Stipeln nicht erforderlich, obwohl zunächst bei Rumex rechts und



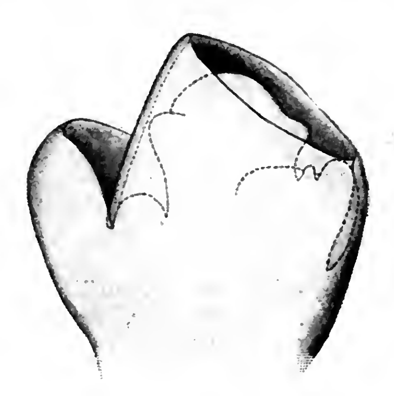


Fig. 1369. Caltha palustris. Links freipräpariertes Blatt mit „Axillarstipel" (Ochrea), welche die Knospe einschließt, rechts Blatt, dessen Axillarstipel eine junge Infloreszenz umfaßt. Die „Ochrea" ist hier oben weit geöffnet.

links am Blatte eine Vergrößerung der Blattscheide eintritt, die man für Andeutung von Nebenblättern halten könnte, die aber auf solche noch keineswegs hinzuweisen braucht, denn es ist leicht verständlich, daß die Bildung des Knospenschutzorgans gerade hier beginnt. Dann erscheint auf der Blattoberseite eine die Seitenteile verbindende Wucherung. Es dient die „Ochrea" der Knospe wahrscheinlich auch dadurch zum Schutz, daß sie mit schleimabsondernden Drüsen besetzt ist.

2. Verwachsungen von Nebenblättern zweier verschiedener Blätter.

„Verwachsung" von zu zwei Blättern gehörigen Nebenblättern ist nicht selten bei mit gegenständigen Blättern versehenen Urticaceen [4]), z. B. bei Humulus Lupulus, in geringerem Grade auch bei Urtica dioïca Hier finde ich die beiden benachbarten Stipulae eines Blattpaares bald vollständig frei, bald am Grunde mehr oder weniger weit hinauf zusammen-

[1]) Schroedinger, a. a. O.

[2]) Glück, a. a. O. p. 124.

[3]) Vgl. Schroedinger, a. a. O. p. 28. Die von anderer Seite aufgestellte Behauptung, daß bei Caltha palustris die „Ochreatute" oft in zwei freistehende Nebenblätter aufgelöst sei, beruht, wie Schr. zeigte, auf einem groben Irrtum.

[4]) Ein Beispiel dafür bieten auch die Primärblätter von Phaseolus multiflorus, die opponiert stehen und gewöhnlich verwachsene Stipulae haben. Die späteren Blätter stehen zerstreut und zeigen natürlich keine Verwachsung der Nebenblätter.

hängend, sie können selbst ein scheinbar einheitliches Blättchen darstellen, dessen Natur aber aus den beiden Zipfeln an der Spitze erhellt. Es verhält sich so, als ob statt vier nur zwei Nebenblätter vorhanden wären, welche muschelschalenförmig die Knospe einschließen. So kommt der Knospenschutz mit geringerem Materialaufwande zustande, als wenn die Nebenblätter einzeln ausgebildet wären.

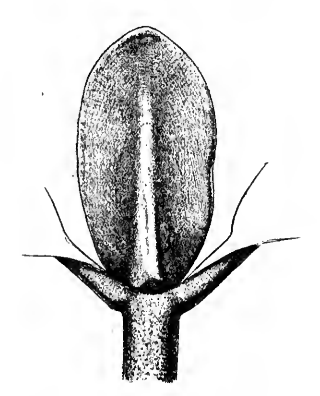


Fig. 1370. Endknospe von Cinchona succirubra. sie ist durch die muschelförmigen intrapetiolaren Nebenblätter eingeschlossen von den zugehörigen Blättern ist nur der Stiel gezeichnet.

Derartige aus Verwachsung zweier zu verschiedenen Blättern gehörigen Nebenblätter entstandenen Stipeln werden Intrapetiolarstipeln genannt. Sie finden sich namentlich bei Rubiaceen in charakteristischer Ausbildung. Fig. 1370 zeigt eine Knospe einer Cinchona, sie ist von den wie Muschelschalen aufeinanderliegenden intrapetiolaren Nebenblättern umgeben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie auch hier aus „Verwachsung“ von je zwei Nebenblättern hervorgegangen sind, selbst wenn dies entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbar ist, d. h. die intrapetiolaren Nebenblätter von vornherein als einheitliche Anlagen erscheinen. Es ist klar, daß eine derartige „Verwachsung“ bei wirtel-, namentlich gegenständigen Blättern leicht wird eintreten können.

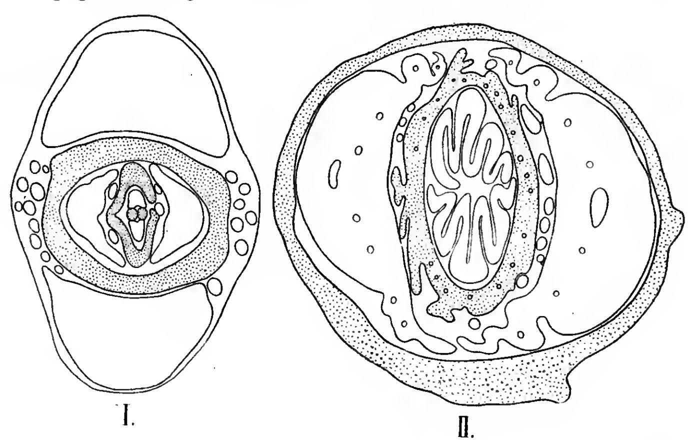


Fig. 1371. Querschnitte durch die Knospe einer Gaertnera sp. (Ceylon 1898). *I* höher, *II* tiefer geführt. Die Nebenblätter sind punktiert.

Intrapetiolarstipeln können auch mit Axillarstipeln kombiniert auftreten, was dann besonders eigentümliche Bildungen ergibt, indem die Intrapetiolarstipeln miteinander sich vereinigen zu einer kragenförmigen, als Knospenschutz dienenden Bildung. So ist es bei einer in Ceylon gesammelten Gaertnera, von welcher Fig. 1371 *II* ein Querschnittsbild einer Knospe gibt. Die Stipularscheiden sind punktiert. Daß sie aus intrapetiolaren Nebenblättern hervorgegangen sind, zeigt Fig. 1371 *I*, wo zwischen dem jüngsten Blattpaar die intrapetiolaren Nebenblätter zu sehen

sind. Denkt man sich, daß auch die Oberseite der Basis jedes Blattes sich an der Stipularbildung beteiligt, die intrapetiolaren Nebenblätter also gewissermaßen über die Hauptblätter herübergreifen, so erhält man die eigentümliche hier vorliegende Bildung. Die Stipularscheiden sind mit zahlreichen Drüsen versehen, von denen wohl anzunehmen ist, daß sie am Knospenschutze sich beteiligen.

Die Abbildung Fig 1372 *II* zeigt, wie die in der angegebenen Weise entstandene Hülle die Knospe umschließt. Vielfach kommen an den Interpetiolarstipeln der Rubiaceen zahlreiche Drüsen vor, deren Sekret man vermutungsweise eine ähnliche Funktion zuschreiben kann, wie sie oben für andere derartige Fälle angenommen wurde.

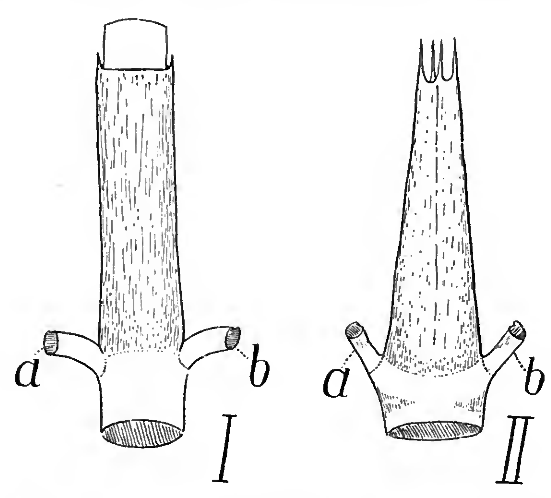


Fig. 1372. Gaertnera paniculata. (2½ mal vergr. nach Glück) *I* Ausgewachsene Stipulartute (vom Sproß durchwachsen), *II* eine junge Ochrea, welche den Vegetationspunkt umschließt.

Viel Aufmerksamkeit hat die Blattbildung der als „Stellaten" zusammengefaßten Untergruppe der Rubiaceen auf sich gezogen. Scheinbar sind die Blätter in 4—8gliedrige Wirtel gestellt. Daß diese aber nicht alle gleichwertig sind, ergibt sich aus der Tatsache, daß in jedem Blattwirtel höchstens zwei (einander gegenüberstehende) Blätter einen Achselsproß haben. Diese werden seit Decandolle [1]) als die eigentlichen Blätter betrachtet, die anderen als blattähnlich gewordene Nebenblätter, die dann entweder (wenn mehr als sechs Blätter vorhanden sind) eine „Spaltung" oder eine „Verschmelzung" (wenn es weniger als sechs sind) erfahren haben. Man suchte also die Stellaten anders aufzufassen als die große Mehrzahl der übrigen Rubiaceen, welche intrapetiolare Nebenblätter haben. Dafür wurde auch die Entwicklungsgeschichte angeführt.

In Fig. 1373 ist ein Achselsproß des Blattes *fl* in Oberansicht abgebildet.

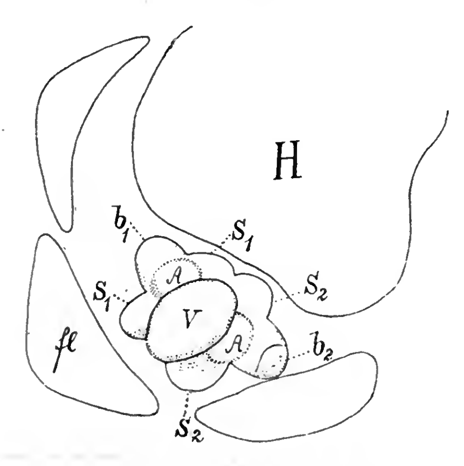


Fig. 1373. Galium Mollugo. Querschnitt durch eine Sproßachse *H*. In der Achsel des Blattes *fl* eine Axillarknospe, welche den ersten „Blattwirtel" angelegt hat. *V* der Vegetationspunkt der Axillarknospe b_1, b_2 die ersten Blätter mit den Nebenblättern S_1, S_2. *A* Achselsprosse dieser Blätter. Auf der der Hauptachse zugewandten Seite sind die Nebenblätter gewöhnlich schwächer entwickelt.

[1]) Organographie végétale, p. 349. Die Literatur ist angeführt in der Abhandlung von M. Franke, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stellaten. Botan. Zeit. 1896, p. 33 ff.

Er hat zwei Blätter b_1 und b_2 hervorgebracht, die beide Anlagen von Achselsprossen und je zwei Stipulae haben. Am Vegetationspunkt entsteht die Anlage eines „Blattwirtels" als ein Ringwall, dessen Wachstum an zwei einander gegenüberliegenden Punkten gefördert ist, hier entwickeln sich die Spitzen der beiden Hauptblätter des Wirtels.

Die Stipulae erscheinen nach Anlage der Blätter, indem sie aus dem Rande der ringförmigen Anlage zwischen den Laubblättern entspringen und nun allmählich zu gleicher Form und Größe wie die eigentlichen Blattanlagen heranwachsen. Zuweilen (regelmäßig bei bestimmten Arten) entstehen zwischen zwei Blattanlagen auch mehr als zwei Nebenblätter, so daß der „Wirtel" dann also mehr als sechsgliedrig wird. — Andererseits kommen Minderzahlen vor. Bei Galium palustre z. B. finden sich in den Scheinquirlen vier gleichgestaltete, einnervige Blättchen, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß nur zwei, einander opponierte, Axillarsprosse haben. Nach EICHLER soll hier eine echte Verwachsung ursprünglich getrennter Glieder vorliegen, jedes der beiden Nebenblätter also aus ursprünglich getrennten Anlagen entstanden sein. Ich finde indes, daß dies bei Galium palustre nicht oder doch nur selten der Fall ist, man findet allerdings zuweilen den Rand der Nebenblattanlage ausgebuchtet, verbreitert oder schräg abgestutzt, und könnte das als Andeutung für die Anlage zweier Stipulae betrachten. Allein öfter sah ich eine solche Andeutung nicht, sondern die Nebenblattanlage erscheint gleich einheitlich.

Es fragt sich, ob es nicht möglich ist, die eigentümliche Blattbildung der Stellaten mit der der übrigen Rubiaceen in nähere Verbindung zu bringen, zumal die Stellaten doch nur als eine kleine, stark veränderte Seitengruppe der großen, in den Tropen weit verbreiteten und formenreichen Familie betrachtet werden können.

Es kommen tatsächlich auch andere Rubiaceenblattformen vor, die sich denen der Rubiaceen bedeutend nähern. So unter den „Hochblättern" z. B. von Rondeletia. Während die Laubblätter von den intrapetiolaren Nebenblättern an Größe und Gestalt erheblich abweichen, ist bei den Hochblättern nur eine verhältnismäßig geringe Verschiedenheit vorhanden.

Wir sahen schon bei den hochandinen Alchemillen, daß bei ihnen die vegetative Blattbildung übereinstimmt mit der Gestaltung der Hochblätter anderer Alchemilla-Arten. Einen ähnlichen Vorgang nehmen wir auch für die Stellaten an. D. h. wir halten die Vierzahl das Blattwirtel, die bei vielen Stellaten bei der Keimung auftritt, bei anderen auch dauernd erhalten bleibt für das (für die Stellaten) ursprüngliche Verhalten. Bei anderen trat eine Vermehrung der Nebenblätter ein, deren Inkonstanz uns nicht überraschen kann, wenn wir den Vorgang als einen nachträglich erfolgten betrachten. Damit würde, wie mir scheint, eine einheitlichere Auffassung der Rubiaceenblattbildung erreicht, als sie bisher vorhanden war.

Mit dem Verhalten der Stellaten haben äußerlich einige nicht zu den Rubiaceen gehörige Pflanzen Ähnlichkeit wie p. 1355 erwähnt wurde. So finden sich bei hochandinen AlchemillaArten scheinbar Wirtel aus gleichgestalteten Blättern, von denen aber nur Eines einen Achselsproß bildet.

In Wirklichkeit handelt es sich aber hier nicht um einen zweigliedrigen Blattwirtel wie bei den Stellaten, sondern um ein einziges Blatt, dessen Spreite tief geteilt ist und zwar so, daß die einzelnen Abschnitte den Nebenblättern ganz ähnlich ausgebildet werden.

Wie a. a. O. nachgewiesen wurde, finden wir bei verwandten, aber mit gestielter, von den Nebenblättern stark verschiedener Blattspreite versehenen Arten in der Hochblattregion einen ganz ähnlichen Vorgang: die Stielbildung unterbleibt, die Größe des Blattes ist verringert, die einzelnen gleichgroßen Abschnitte entspringen (scheinbar) direkt aus der Blattscheide.

Es wurde früher hervorgehoben, daß wir bei den Alchemilla-Arten mit scheinbar wirtelständigen Blättern einen Nutzen dieser Blattgestaltung vermuten können. Bei den Stellaten ist dies bis jetzt nicht der Fall. Man könnte etwa daran denken, daß es Pflanzen sind mit meist langen dünnen Sproßachsen, für welche eine rings um die Knoten annähernd gleichmäßige Verteilung der Blattsubstanz (bei gleicher assimilierender Oberfläche) einen weniger großen Aufwand für Festigungsgewebe usw. in Blatt und Stamm bedingt, als wenn nur je zwei Blattflächen (die dann mit leistungsfähigeren Rippen, Stiel usw. versehen sein müßten) einander gegenüberständen. Doch ist das keineswegs überzeugend.

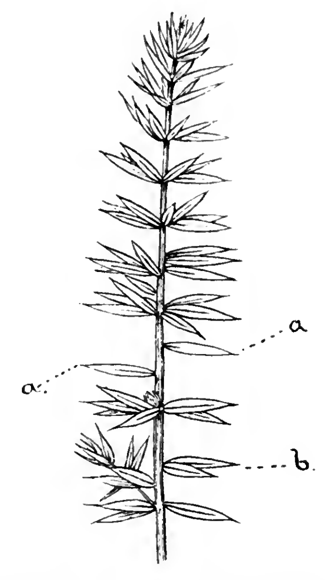
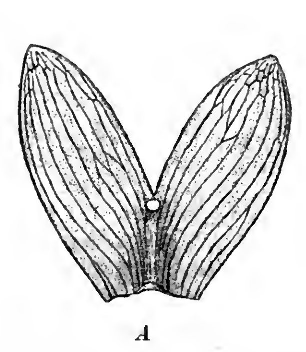


Fig. 1374. Sproßende von Acacia verticillata (nat. Gr.), nach A. MANN. Nur wenige der nadelförmigen Phyllodien haben Achselsprosse.

Einen Fall, der mit dem der Stellaten übereinstimmt, glaubte HOFMEISTER bei Acacia verticillata annehmen zu sollen, weil von den (nur scheinbar) wirtelförmig gestellten Phyllodien nur einzelne Achselsprosse haben. Die anderen hielt er für blattähnlich gewordene Nebenblätter. Diese Auffassung ist aber nicht haltbar, schon deshalb, weil an der Basis der mit Achselsprossen versehenen Phyllodien stets kleine, rückgebildete Stipeln vorkommen, die auch an den anderen Phyllodien gelegentlich auftreten. Die „begünstigten“ Phyllodien eilen den andern auch in der Entwicklung voraus. Es liegt also ein eigentümlicher Fall von verschiedener Ausbildung der Blätter eines und desselben Sprosses vor, aber nur eine ganz äußerliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Stellaten.

§ 40. Stipularbildung bei Monokotylen.

Das Vorkommen von freien seitlichen Stipeln bei Monokotylen wurde vielfach ganz in Abrede gestellt. Indes kann man mit H. GLÜCK [1]) die seitlichen Auswüchse der Blattscheide von Hydocharis morsus ranae (Fig. 1375) und einigen anderen als Stipulae betrachten.



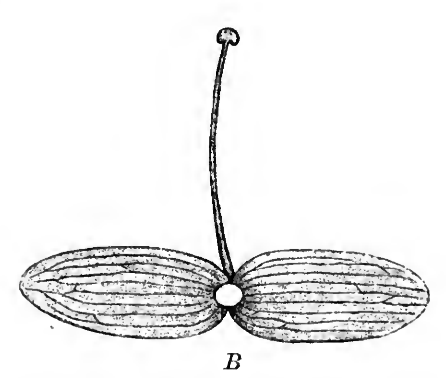


Fig. 1375. Hydrocharis morsus ranae. *A* Basalteil eines Schwimmblattes mit zwei „Vaginalstipeln“, Blattstiel abgeschnitten. *B* Eines der Hüllblätter der Winterknospen, das Laubblatt verkümmert, die Stipeln entwickelt. (Nach GLÜCK.)

[1]) a. a. O. p. 32.

Viel verbreiteter sind die „Axillarstipeln“. Wenn auf einem stark entwickelten Blattgrund nur ein häutiges der Blattoberfläche entspringendes Gebilde sitzt, wie z. B. bei den Gräsern, so wird dies als Ligula bezeichnet. Als Beispiel einer „Axillarstipel“ seien Potamogeton-Arten wie P. lucens und natans genannt. Das Blatt besitzt eine Scheide, auf deren Innenseite (Oberseite) eine Wucherung auftritt, welche von beiden Seiten her fortschreitend die beiden Seitenteile der Blattscheide miteinander verbindet. Die so angelegte Tute wächst oft lange aus. Sie umhüllt die Knospe und unterscheidet sich von der „Ochrea“ der Polygonaceen dadurch, daß sie auf einer Seite offen ist.

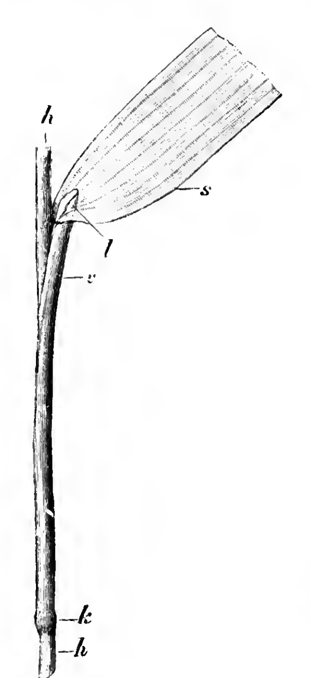


Fig. 1376. Stengel und Blattstück einer Graminee. *h* Halm, *v* Blattscheide, *k* Anschwellung der Blattscheide über dem Knoten, *s* Stück der Blattspreite, *l* Ligula. Nat. Gr. (Lehrb.)

Die Bildung der Ligula, wie sie bei bei den Gräsern am bekanntesten ist, unterscheidet sich von dem soeben geschilderten Vorgang wesentlich nur durch eine andere Verteilung des Wachstums. Bei den Blatttuten von Potamogeton war es der obere, freie Teil, welcher stark wachsend die zeitweilige Knospenumhüllung bildet. Bei den Gräsern wächst dieser obere freie Teil (*l* Fig. 1376) nur wenig. Der untere, dagegen, der bei Potamogeton kurz bleibt, streckt sich zu einer (offenen oder geschlossenen) Blattscheide (*v* Fig. 1376), die außer für den Knospenschutz namentlich auch als feste Hülle für die interkalar wachsende Sproßachse in Betracht kommt. Außerdem sind die Blattscheide und die Ligula auch in ihrem anatomischen Bau und ihren äußeren Aussehen oft sehr voneinander verschieden, so daß die Ligula als etwas besonderes erscheint. Sie tritt auf in Gestalt eines trockenhäutigen, meist chlorophyllosen Auswuchses an der Grenze zwischen Blattscheide und Blattspreite. Sie erreicht bei den verschiedenen Gräsern sehr verschiedene Mächtigkeit. Bei Psamma arenaria kann ihre Länge 4 cm betragen. Sie ist hier von Blattnerven durchzogen, die von chlorophyllhaltigen, mit Spaltöffnungen versehenem Gewebe begleitet sind. Auch andere Gräser mit wohlentwickelter Ligula (Oryza sativa, Arundinaria japonica) zeigen sie mit Leitbündeln ausgerüstet [1]), meist aber besteht sie nur aus parenchymatischem Gewebe.

Die einzige Vermutung, die man über die Funktion der Ligula äußerte, war die, daß man annahm, die kragenförmige Ligula verhindere das an den Blättern herabrinnende Regenwasser in die Spalte zwischen Spreite und Scheide einzudringen.

Diese, wie es scheint, zuerst durch Schlechtendahl gegebene Deutung der Funktion der Ligula ist nicht sehr einleuchtend. Zunächst läßt sich bei Oryza, welche eine wohlentwickelte Ligula besitzt, leicht nachweisen, daß die Ligula nicht zur Verhinderung des Wassereindringens bestimmt sein kann. Denn auf die Blattfläche gelangte Wassertropfen rollen nicht zur Ligula hinab, sondern fallen von dem unbenetzbaren, mit der Spitze

[1]) Betreffs deren Verlauf vgl. Colomb a. a. O.

herabgebogenen Blatte auf den Boden. Vielmehr dient die Ligula dem Knospenabschluß. Die Endknospe ist von den Blattscheiden umhüllt und wird bei ihrem weiteren Wachstum allmählich aus denselben herausgeschoben. Entfernt man die entfalteten Blätter, so gelangt man zu einem, dessen Ligula den Abschluß der Knospe nach oben bildet. Sie ist, wie Fig. 1377 *I* zeigt, zu einem spitz kegelförmigen Gebilde zusammengerollt (das später durchwachsen wird). Verstärkt ist diese, die Knospe abschließende Kappe noch dadurch, daß am Grunde der Blattspreite sich zwei sichelförmige Auswüchse finden, die am entfalteten Blatte annähernd horizontal abstehen, in der Knospe aber nach oben gerichtet sind, wobei, wie der Querschnitt Fig. 1378 zeigt, eine der „Sicheln" nach außen, eine nach innen zu liegen kommt. Die langen steifen Haare, mit denen die Außenseite der Sicheln besetzt ist, sind in der Knospe gleichfalls nach oben gerichtet und tragen zur Verstärkung des durch die zusammengerollte Ligula gebildeten Knospenabschlusses bei.

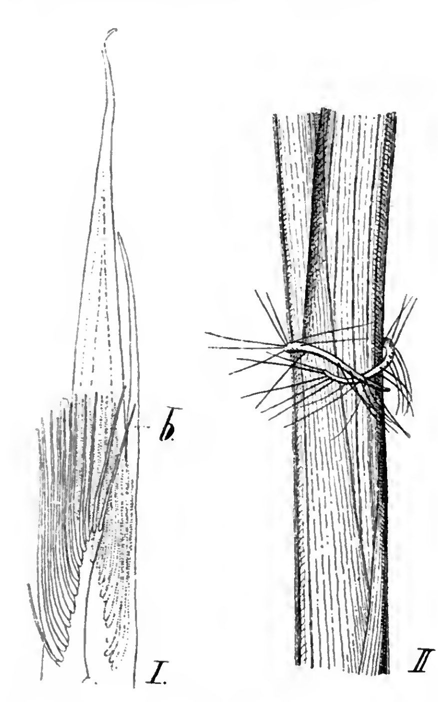


Fig. 1377. Oryza sativa. *I* Ligula im Knospenstadium frei präpariert (*b* Stück des zugehörigen Blattes). Die Ligula schließt die Knospe ab, die beiden „Blattsicheln" dienen als Verstärkung des Ligularverschlusses, sie sind aufrecht (eine außen, eine innen), vergr. *II* Die Blattsicheln im entfalteten Zustand, die Ligula ist vom nächstjüngeren Blatt schon durchwachsen.

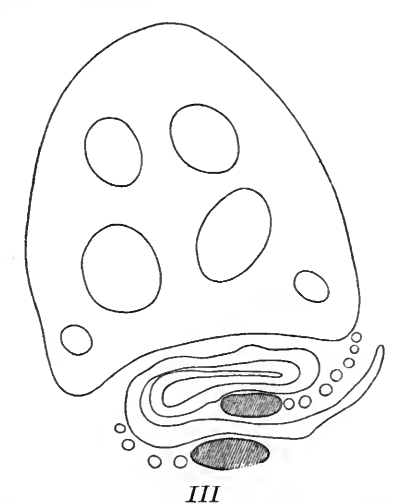


Fig. 1378. *III* Querschnitt durch ein Blatt von Oryza sativa oberhalb der Ansatzstelle der Ligula. Diese ist noch zusammengerollt (sie bildet den Knospenabschluß). Sie ist verstärkt durch die im Querschnitt getroffenen aufrechten „Sicheln" (schraffiert) und deren gleichfalls quer getroffenen Haare.

Noch einfacher, d. h. ohne Entfernung älterer Teile, ist die Bedeutung der Ligula zu sehen bei dem obersten, die Infloreszenz umschließenden Blatte von Dactylis glomerata und bei manchen Zingiberaceen, z. B. Hedychium Gardnerianum, Alpinia nutans (Fig. 1379). Auch hier verlängert sich die Scheide als „Ligula" über den Ansatz an die Spreite hinaus. Diese Ligula dient beim obersten Laubblatt als Abschluß der Knospe nach oben, bleibt aber, nachdem sie von der Knospe durchwachsen ist, in ganz ähnlicher Weise wie bei den Grasblättern an der Basis der Lamina stehen. Sie enthält zahlreiche Leitbündel.

Wie weit der Knospenabschluß durch die Ligula von Bedeutung ist, bedarf der experimentellen Untersuchung — vermutlich verhalten sich die verschiedenen Gräser verschieden, zumal die Ligula wahrscheinlich bei manchen eine starke Rückbildung erfahren hat.

Nach der hier gegebenen Auffassung tritt die Ligula der Gräser erst ziemlich spät in Funktion, sei es, daß sie als „Knospenkappe“ oder sonst beim Knospenschutz mitwirkt. Dem entspricht auch die Zeit ihrer Entstehung. Sie bildet sich (an der Grenze von Blattscheide und Blattspreite) als ein Auswuchs der Blattoberseite, erst wenn die Scheide schon deutlich als solche gesondert ist, während Axillarstipeln, die früher in Funktion treten, an der Blattbasis nahe der Insertion angelegt werden. Es wäre aber verkehrt, wenn man, wie dies früher geschah, die Ligula der Gräser aus einer mit ihrer Außenseite mit der Blattscheide verwachsenen Axillarstipel ableiten wollte. Keine Verwachsung liegt vor,

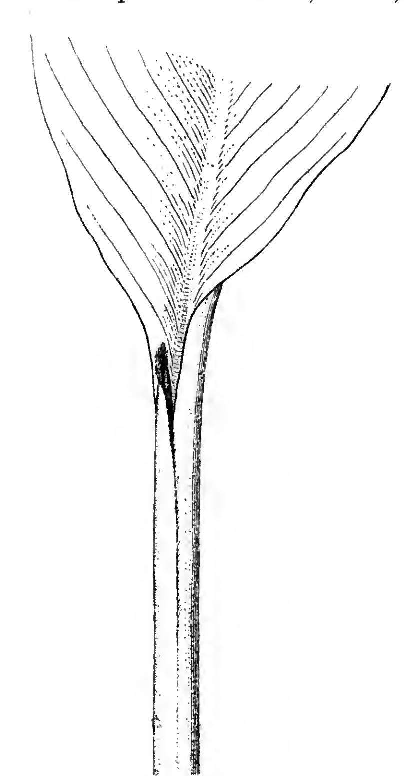


Fig. 1379. Alpinia nutans. Stück eines Blattes in nat. Gr. Die Blattscheide endigt oben in einer zur Tute zusammengerollten Ligula, welche den Knospenabschluß bildet.

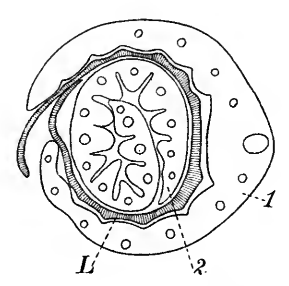


Fig. 1380. Alopecurus pratensis. Querschnitt durch ein Blatt, *1* oberhalb der Ansatzstelle seiner (schraffierten) Ligula *L*. eingeschlossen ist ein zweites Blatt (*2*) (schwach vergr.).

sondern eine spätere Anlegung, die im übrigen mit der der Axillarstipel von Caltha u. a. übereinstimmt.

Mit der Ligula übereinstimmend sind nach Ort und Art des Auftretens die Auswüchse, welche auf der Oberseite der Deckspelzen mancher Gräser auftreten und die (zur Granne umgebildete) Blattspreite zur Seite drängen — es sieht dann so aus, als ob die Blattfläche der Spelze eine einheitliche wäre und aus ihrer Unterseite die Granne entspringen würde. In Wirklichkeit ist die Granne terminal, die scheinbar einheitliche Spelze aber aus zwei Stücken zusammengesetzt: einem unteren der Blattscheide entsprechenden und einem oberen (*L* Fig. 1381) welcher eine Ligula darstellt. Diese wird auch hier zum Knospenschutz verwendet, da die Spelzen ursprünglich dicht aufeinander liegen. Freilich könnte dies wohl ebensogut durch das Wachstum des Blattgrundes selbst bewerkstelligt werden. Nur wäre die Unterbringung der Grannen im Knospenzustand dann etwas schwieriger. Ob es

damit im Zusammenhang steht, daß bei manchen Gräsern der Scheidenteil der Spelzen sehr kurz bleibt, wäre zu prüfen — es „geht" jedenfalls auf beiderlei Weise.

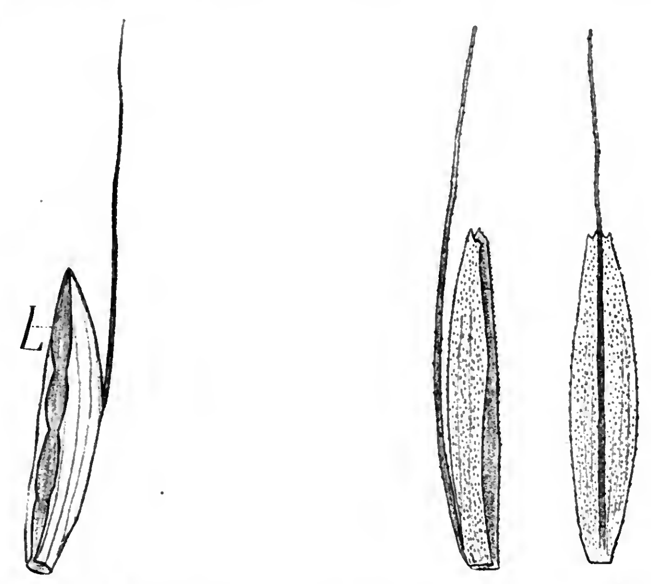


Fig. 1381. Deckspelze von Avena versicolor Dill. nach GLÜCK. 4 ×. Die Granne sitzt etwa auf der Mitte der Spelze, L deren Ligularteil.

Fig. 1382. Deckspelzen von Aira flexuosa, links von der Seite, rechts vom Rücken. Die Spelze trägt die Granne fast ganz an der Basis. (Nach GLÜCK.)

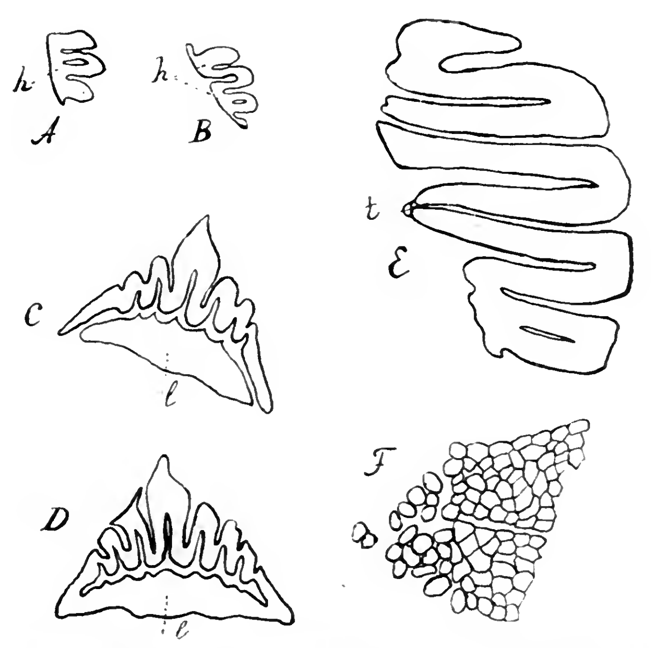


Fig. 1383. Chamaerops humilis (nach DEINEGA). Bei C und D die „Ligula" sichtbar, bei F die Trennung in einzelne Abschnitte durch Verschleimung.

Daß (gemäß der Auffassung von Celakovsky u. a.) auch die „Coleoptile“ der Graskeimlinge als eine, vor allem für den Durchbruch durch die Erde wichtige Ligularbildung betrachtet werden kann, wurde früher (p. 1250) betont.

Nicht bei allen Monokotylen ist die Gestalt und Funktion der „Ligula“ dieselbe. Es seien hier noch Vertreter der p. 1348 angeführten Fächerpalmen erwähnt. Das Blatt von Chamaerops [1]) und Rhapis ist im Jugendzustand bedeckt von einer Ligula, die aus mehreren Zellenlagen besteht. Die Hülle (*l* Fig. 1383) geht hervor aus einer Schuppe, die sich auf der Grenze zwischen Blattspreite und Blattstiel bildet und über die Vorderseite des Blattes hinaufwächst. Dazu kommen zwei (resp. eine in der Mitte ausgebuchtete) aus der Hinterseite der Blattanlage sich entwickelnde Schuppen. Am fertigen Blatte

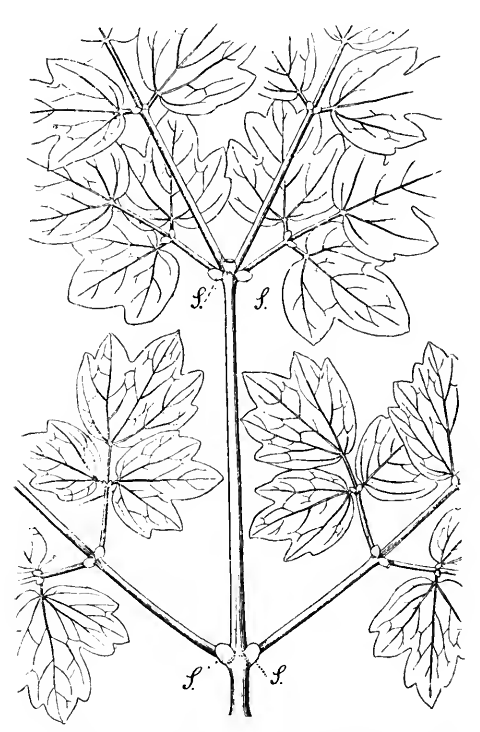


Fig 1384. Thalictrum acquilegifolium, Stück eines Laubblattes, etwas verkleinert, bei *S*, *S* die Stipellen, welche auch an den Stielen der Blättchen höherer Ordnung sichtbar sind.

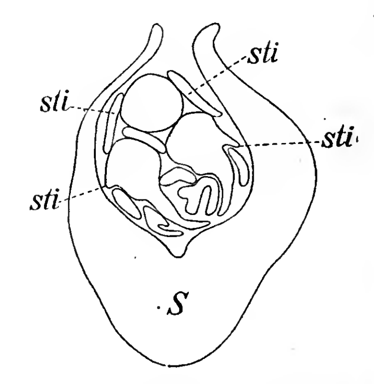


Fig. 1385. Querschnitt durch eine Blattscheide (*S*) von Thalictrum aquilegifolium, in welche ein jüngeres Blatt eingeschlossen ist. *sti* dessen Stipellen.

erscheinen diese Gebilde als ein gebräunter Saum, im Jugendzustand aber stellen sie für die Blätter eine Umhüllung dar. Sie entwickeln sich demgemäß ziemlich früh. Die Ligula bedeckt zunächst die Blattfläche. Später wird sie nach vorn gebogen und bildet mit der jetzt schon entwickelten Blattscheide einen fast geschlossenen Zylinder, in welchem sich das nächstjüngere Blatt befindet.

Die Ligularbildungen der genannten Palmen leiten uns ohne weiteres über zu den „Stipellen“ einiger Dikotylen.

Auch unter dem Wort Stipellen hat man Gebilde verschiedener Herkunft zusammengefaßt, wie ich schon früher hervorhob [2]).

---

[1]) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte, p. 221. Deinega, Flora, 85. Bd., p. 488 ff. Daselbst auch weitere Literatur.

[2]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte, p. 273.

Einerseits verkümmerte Fiederblättchen, andererseits selbständig entstandene Wucherungen, die, wie wir hinzufügen können, wohl gleichfalls dem Knospenschutze dienen. Das bekannteste Beispiel für letztere bieten eine Anzahl (nicht alle!) Thalictrum-Arten. Bei Thalictrum ist das Blatt aus dreizählig verzweigten Teilblättchen zusammengesetzt; die Stipellen entstehen paarweise, je eines auf der Rücken- und eines auf der Bauchseite des Blattes, da, wo die Seitenblättchen erster Ordnung von der Rhachis abgehen (Fig. 1384). Da die Teilblättchen einander annähernd gegenüberstehen, stehen dann vier Stipellen an den Verzweigungsstellen, sie verwachsen nicht selten miteinander. Diese Stipellen decken die Blatteile in der Knospenlage nach außen, wie der in Fig. 1385 abgebildete Schnitt zeigt. Darin, nicht in ihrer Fähigkeit Regentropfen festzuhalten, beruht wohl ihre Bedeutung. Was sollten die paar Regentropfen, welche von den Stipellen festgehalten und aufgenommen werden, dem großen Thalictrumblatt auch nützen?

Die „Stipellen“, die sich bei Phaseolus-, Robinia-, Desmodium- Arten und anderen Leguminosen an der Basis der Teilblättchen finden, sind dagegen offenbar rudimentäre Fiederblättchen, sie treten meist in Gestalt kleiner Zähne auf, sind aber gelegentlich z. B. bei Robinia an Stockausschlägen und anderen besonders kräftig ernährten Sprossen auch als Blättchen entwickelt. Daß es sich dabei um reduzierte Organe handelt, ist wahrscheinlich. Verkümmerungen kommen auch an anderen Leguminosenblättern, denen man keine Stipellen zuschreibt, nicht selten vor. So finde ich bei Acacia lophantha das unterste, dem Gelenkpolster nächststehende Fiederpaar entweder ganz verkümmert oder in Form eines oder zweier kleiner Spitzchen sichtbar. Es ist fraglich, ob diesen reduzierten Gebilden eine Funktion zukommt. Sie entstehen, wie dies bei rückgebildeten Organen vielfach der Fall ist, verhältnismäßig spät.

§ 41. Umgebildete Nebenblätter.

Die Hauptfunktion der Nebenblätter ist nach dem oben Mitgeteilten der Knospenschutz. Es wurde schon hervorgehoben, daß an diesem sich auch auf den Nebenblättern befindliche Sekretionsorgane beteiligen, welche Schleim usw. absondern, so daß die Nebenblätter auch als Sekretionsorgane in Betracht kommen. Auch Honigdrüsen finden sich bei manchen Pflanzen (z. B. Vicia-Arten) auf den Nebenblättern, und in einigen Fällen, wie bei Sambucus nigra, ist nach der gewöhnlichen Auffassung meist das ganze „Nebenblatt“ (vgl. p. 1426) zur Drüsenbildung aufgebraucht und erscheint nur bei üppigen Trieben (Stockausschlägen u. dgl.) in seiner ursprünglichen Gestalt.

Zu Dornen umgebildet sind die Nebenblätter von Robinia Pseudacacia, die der succulenten Euphorbien, von Paliurus australis u. a.

Bei Pterospermum javanicum fand Raciborski eines der beiden Nebenblätter zu einem kleinen (auf der Zweigunterseite stehenden) Becher umgebildet, dessen Innenfläche mit Perldrüsen besetzt ist, die von Ameisen aufgesucht und entfernt werden.

Die als Assimilationsorgane ausgebildeten Nebenblätter von Lathyrus Aphaca (einige andere Leguminosen verhalten sich ähnlich) wurden p. 270 und 394 besprochen.

Zweites Kapitel.

Verzweigung und Arbeitsteilung der Sprosse.

§ 1. Besonderheiten der Verzweigung.

Die Art der Verzweigung der Samenpflanzen ist schon p. 95 ff. in ihren Grundzügen besprochen worden.

Es wurde dort (p. 90) die Verzweigung der Samenpflanzen mit der der Farne verglichen und hervorgehoben, daß auch bei den Samenpflanzen sowohl „akrogene" als phyllogene Verzweigung vorkomme, daß aber die axilläre Verzweigung bei weitem überwiege, eine Erscheinung, für die sich auch physiologische Beziehungen angeben lassen (p. 97).

Der vergleichenden Morphologie ist es gelungen auch eine Anzahl von Fällen, in denen die axilläre Verzweigung nicht vorhanden zu sein schien, doch auf diese zurückzuführen, oder richtiger gesagt, von ihr abzuleiten — wobei der Vorgang selbst natürlich erst durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden konnte. Es handelt sich dabei wesentlich um drei Vorgänge: einmal den Ersatz einer ursprünglich sympodialen Verzweigung durch eine monopodiale, um die „Verwachsung" von Blatt und Achselsproß und um das Anwachsen des Achselsprosses an die Hauptachse, an der er steht. Diese Vorgänge mögen, da sie für den Gesamtaufbau des Pflanzenkörpers von Bedeutung sind, hier kurz besprochen werden, zumal wenigstens einzelne Anfänge von Versuchen zu einem kausalen Verständnis dieser Erscheinungen zu gelangen, vorliegen.

A) Monopodialwerden eines ursprünglich sympodialen Verzweigungssystems ist uns schon bei der Entwicklung der Farnblätter (p. 1040), der Blütenstände der Boragineen (p. 101), dem Aufbau der Ampelideen (p. 102) begegnet.

Daß dabei Ernährungsverhältnisse eine Rolle spielen tritt schon bei den Farnblättern deutlich hervor. Vielfach zeigen die schwächer ernährten Seitenfiedern noch deutlich den gabeligen bzw. sympodialen Aufbau, während die Blattspindel selbst als Monopodium wächst (p. 1004).

Ganz Ähnliches gilt offenbar auch für das Monopodialwerden ursprünglich sympodialer Verzweigung bei Samenpflanzen.

Um die weite Verbreitung dieses Vorganges bei diesen zu erläutern, sei noch das Verhalten der Apocynaceen und Asclepiadaceen erwähnt. Es kann jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die an den Sprossen scheinbar seitlich und ohne Deckblatt entspringenden Infloreszenzen dieser nahe verwandten Familien ursprünglich alle terminal waren [1]), aber durch einen früh und massig sich entwickelnden Achselsproß zur Seite gedrängt wurden, so daß ein anscheinend monopodiales Sproßsystem zustande kommt, an welchem die Infloreszenzen (bzw. Blüten) ohne Deckblätter seitlich zwischen einem Blattpaar zu entspringen scheinen (Fig. 1386) Eine Deutung dieses Aufbaues als Anpassungserscheinung ist bis jetzt, soweit mir bekannt, nicht versucht worden [2]). Man hat sich darauf beschränkt, solche Fälle

---

[1]) Was auch jetzt noch bei manchen Apocynaceen der Fall ist. Vgl. bez. der Entwicklung Demeter, Studien über Asclepiadaceen und Apocynaceen. Flora 115.

[2]) Die Infloreszenzen von Asclepias stehen, wenn man ein Diagramm einer blühenden Pflanze entwirft, in zwei Reihen zwischen den schiefgekreuzten Blattpaaren. Man kann aber nicht wohl annehmen, daß sie den Insekten (von welchen die „Bestäubung", d. h. die Übertragung der Pollinien abhängt) dadurch leichter sichtbar oder bequemer zugänglich gemacht werden.

nach ihrem Zustandekommen aufzuklären, was ja auch die erste Aufgabe ist. Doch kann man wohl wenigstens eine der Bedingungen für das Zustandekommen angeben. Die Entstehung solcher abgeleiteten Monopodien dürfte nur bei solchen Pflanzen vorkommen, die durch ausgiebige Assimilation zu raschem Wachstum bzw. zu reichlicher fast ununterbrochener Blütenbildung befähigt sind. Es ist sozusagen eine Art „Kraftmeiertum", die sich in dieser frühzeitigen Erstarkung der Achselsprosse ausspricht, gegenüber den Pflanzen, die bescheiden ihre Sprosse mit Blüten oder



Fig. 1386. Asclepias cornuti nach SCHUMANN. *1* Sproßstück mit drei Blütenständen, deren Blüten schon abgefallen sind (*F*). Diese stehen „extraaxillar" an einem monopodial erscheinenden Sproß. Ursprünglich waren die Blütenstände terminal, der unter ihnen auftretende Seitensproß wird aber von vornherein so kräftig angelegt, daß er sie zur Seite drängt.

Blütenständen abschließen und dann später — wenn es noch reicht — darunter Achselsprosse bilden, die auch mit Blüten, bzw. Blütenständen abschließen. Es stimmt das ja auch mit den für die Farnblätter erwähnten Verhältnissen überein.

B) Ehe auf die „Verwachsung“ von Blatt und Achselsproß eingegangen wird, sei zunächst ihr gegenseitiges früher nur kurz angeführtes Verhalten noch an einigen Beispielen erläutert.

a) Fassen wir zunächst das zeitliche Auftreten vom Blatt und Achselsproß ins Auge, so gilt hier im allgemeinen der Satz: daß diejenigen Organe, welche sich früher entfalten, auch früher angelegt werden.

So entsteht in der vegetativen Region das Blatt gewöhnlich viel früher als seine Achselknospe [1]). In den Winterknospen von Syringa z. B. werden die Achselknospen der (im vorigen Jahre angelegten) Blätter erst in der sich entfaltenden Knospe angelegt, man findet oberhalb des Blattes, in dessen Achsel die erste Anlage einer Knospe sichtbar ist, 3—4 Blattpaare ohne solche. Die Blätter werden also in der einen, die Achselsprosse in der nächsten Vegetationsperiode angelegt. Die letzteren gehen hervor aus Zellgruppen der Sproßachse unmittelbar über der Blattinsertion, welche, von dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes stammend, ihren embryonalen Charakter beibehalten haben, aber erst spät zu einem Neubildungsherd werden, in den auch tiefere, schon mehr differenzierte Zellen hineingezogen werden können.

Ähnlich ist es in anderen Fällen bei Bäumen und Sträuchern, auch bei den Keimpflanzen der Kräuter, denen es sozusagen darauf ankommt, zunächst den nötigen Blattapparat zu schaffen, dessen Bildung später dann mehr zurücktritt. Wo, wie bei den Langtrieben von Berberis, die Seitensprosse (die beblätterten Kurztriebe) sich rasch entfalten, treten sie auch nahe am Scheitel auf, und dasselbe gilt für einige Wasserpflanzen.

Auch bei manchen Infloreszenzen (z. B. bei Amorpha, Salix) findet man die dem Vegetationspunkt nächsten Blätter noch ohne Achselknospen. Häufiger ist in der Blütenregion der Fall, daß die Achselknospen so früh nach Bildung ihrer Stützblätter sich entwickeln, daß sie die dem Vegetationspunkt am nächsten stehenden Seitensprossungen sind, also keine Blattanlagen über ihnen stehen, sei es nun, daß die Achselknospe unmittelbar nach ihrem Stützblatt (Plantago, Orchis, Epipactis) oder gleichzeitig mit diesem (Gramineen, Cytisus Laburnum, Trifolium, Orchis mascula, Plantago) oder vor ihm (Brassica oleracea var. botrytis und andere Cruciferen, Umbelliferen usw.) entsteht.

Endlich kommt es auch vor, daß Seitenknospen gebildet werden, ohne daß von einem Stützblatte derselben auch nur eine Spur aufträte, so bei den Blüten (bzw. Infloreszenzästen) vieler Cruciferen, Kompositen (wie Inula), Gramineen, wie Secale cereale (im oberen Teil der Infloreszenz) u. a. Es findet also in der Blütenregion eine Beschleunigung in der Seitensproßbildung statt, welche vielfach verknüpft ist mit einer Reduktion in der Bildung der Stützblätter, welche bis zum völligen Verschwinden geht.

Diese Reduktion läßt sich oft an einer und derselben Infloreszenz von unten nach oben verfolgen, so bei den Gramineen. Die Stützblätter der Infloreszenzzweige sind im unteren Teile der Infloreszenz noch am meisten entwickelt, wenn sie auch über die Form von kurzen, scheiden-

[1]) Vgl. darüber Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne (Vidensk. Selsk. Skr., 1872) und Koch, Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, in Jahrb. für wissensch. Bot., 25 Bd., 1893. In beiden Abhandlungen ist die ältere Literatur zitiert.

artigen Primordialblättern oder Wülsten nicht hinausgehen, während sie im oberen Teile nur noch bei der ersten Anlegung der Seitenzweige wahrnehmbar sind, eine weitere Entwicklung aber nicht erreichen, oder, wie bei Secale cereale, sogar ganz fehlen.

Ähnliches gilt für Sisymbrium, wo ebenfalls die an der Basis der Infloreszenz noch stattfindende Stützblattbildung weiter hinauf vollständig erlischt.

Ebenso haben die äußeren Blätter in den Dolden mancher Umbelliferen noch Stützblätter, die inneren nicht. Die Seitensprosse, welchen die Stützblätter fehlen, haben aber keine andere Entstehung als die, bei welchen jene vorhanden sind, sie entstehen nicht, wie dies früher teilweise angenommen wurde, durch Teilung des Vegetationspunktes der Hauptachse, diese tritt bei Blütenpflanzen nur ausnahmsweise ein.

b) Die „Verwachsung" von Achselknospe und Deckblatt findet stets statt dadurch, daß eine basale, dem Deckblatt und dem Achselsproß gemeinsame Zone sich stark streckt (vgl. p. 95). Es sind dann zwei Fälle möglich: entweder wird das Deckblatt auf den Achselsproß verschoben oder der Achselsproß auf das Deckblatt. Oder mit anderen Worten: die gemeinsame, interkalar gestreckte Zone bildet sich entweder als Sproßachse oder (wenigstens äußerlich) als Blatt aus.

α) In diesem Falle entspringen die Seitenknospen scheinbar ohne Deckblatt — es läßt sich aber leicht als auf die Achselknospe „verschoben" erkennen. Ob diese Vorgänge von der Pflanze irgendwie ausgenützt werden, ist fraglich. Es seien nur wenige Beispiele angeführt.

Die Blüten der Primulacee Samolus Valerandi stehen in Trauben — scheinbar deckblattlos, wie die der Cruciferen. Genauere Betrachtung zeigt freilich sofort, daß die Deckblätter vorhanden, aber — oft über 1 cm weit auf den Blütenstiel „hinaufgerückt" sind. Mit anderen Worten, der Blütenstiel nimmt sozusagen das Deckblatt mit. Letzteres hüllt, solange die Blütenknospe noch klein ist, diese von außen ein. Diese Einhüllung bleibt durch die Streckung des Blütenstiels unterhalb des Deckblattes länger erhalten, als dies der Fall wäre, wenn sich der Blütenstiel sofort o b e r h a l b des Deckblattes strecken würde. Eine solche Streckung findet später auch statt, aber das Stück des Blütenstiels oberhalb des Deckblattes bleibt viel kleiner als das unterhalb. Mit anderen Worten: der Schutz des Deckblattes wird der Blütenknospe auch während der Streckung des Blütenstiels erhalten. Das würde für sie dann von Bedeutung sein, wenn sie auf diesen Schutz tatsächlich angewiesen ist — was nicht festgestellt ist. Ähnliche Erwägungen lassen sich auch für andere Pflanzen anstellen.

Es sei noch auf das Verhalten von Atropa hingewiesen. Die (sympodial gebauten) blütentragenden Sprosse sind, wie früher (p. 257) erwähnt, dorsiventral gebaut und damit steht natürlich auch Stellung und Ausbildung der Blätter in Zusammenhang. Die eigentümliche „Verschiebung", welche die Blätter durch „Hinaufwachsen des Deckblattes an seinem Achselsproß" erfahren, kann auch hier als eine Schutzeinrichtung für die Blütenknospen ausgenutzt werden.

Betrachten wir z. B. den Querschnitt durch eine Infloreszenzknospe von Atropa (Fig. 1387). Jede Blütenknospe ist hier durch zwei nach der A u ß e n s e i t e der Gesamtinfloreszenz hin gekehrte Blätter geschützt (viel mehr, als dies bei dem Schnitte, der die tieferen Teile der älteren Blätter, wo die Lamina nur als schmaler Saum erscheint, getroffen hat, hervortritt). Eines dieser Blätter ist das am Blütenstiel hinaufgewachsene

Tragblatt (T), das andere eines der beiden Vorblätter der Blüte (V). Dadurch, daß das Tragblatt mit dem Vorblatt annähernd **auf dieselbe Höhe** zu stehen kommt, ist eben der Abschluß **nach außen** möglich, der natürlich nicht nur der einzelnen Blüte, sondern auch den weiter nach innen liegenden Teilen zugute kommt[1]).

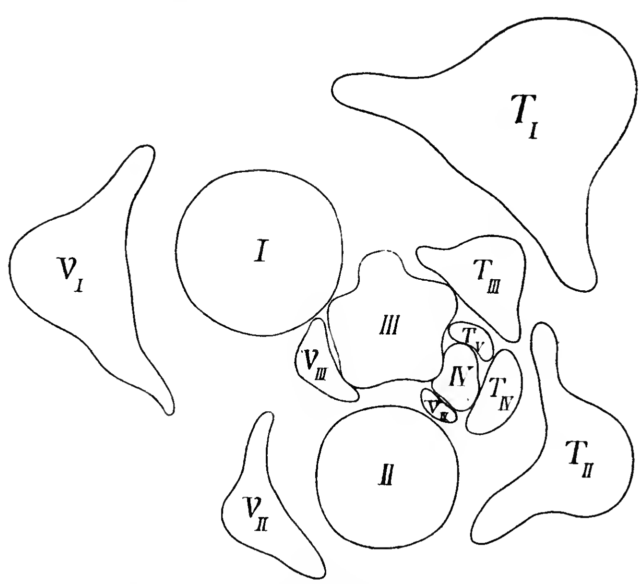


Fig. 1387. Atropa Belladonna, Querschnitt durch eine Infloreszenzknospe. *I, II, III, IV* Blüten, $T_{IV} - T_{II}$ die zugehörigen an den Blüten „hinaufgewachsenen" Tragblätter, zu Blüte *I* gehören als Vorblätter: V_I und T_{II}, zu *II* V_{II} und T_{III} usw.

Die „Anwachsung" des Deckblattes an den Achselsproß läßt sich besonders leicht erkennen dann, wenn der Blattrand des nach oben verschobenen Deckblattes sich bis zur Basis des Achselsprosses hinabzieht. So ist es z. B. bei Saururus Loureiri (Fig. 1388), an dessen Blütenstielen man auf dem Querschnitt deutlich die aufeinander vereint wachsenden Teile: Deckblatt und Achselsproß unterscheiden kann.

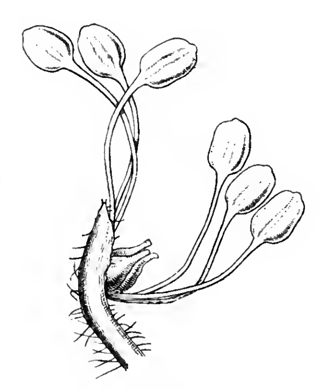


Fig. 1388. Saururus Loureiri. Die Blüte ist ganz auf ihr Deckblatt (nahe an dessen Spitze) „verschoben".

Wenn wir annehmen, daß die eine der beiden Komponenten — der Achselsproß — mehr und mehr zurücktritt, gelangen wir zum zweiten der oben unterschiedenen Fälle, der sich vom ersten nicht scharf abgrenzen läßt.

β) Es entstehen dabei oft eigentümlich zusammengesetzte Bildungen, die ihren Aufbau erst bei eingehender Untersuchung erkennen lassen.

---

[1]) Ganz ähnlich verhalten sich auch andere Solaneen. Auch bei Datura fördert das „Anwachsen" des Tragblattes den Knospenabschluß nach außen. Die Blätter haben hier wie bei Atropa eine große „Vorläuferspitze".

So ist es z. B. bei vielen Kakteen, namentlich den Mamillarien. Hier finden wir an der Sproßachse fleischige Auswüchse, die auf ihrem Scheitel ein Dornenbüschel tragen, in ihrer Achsel vielfach Blüten. Man hat diese Gebilde früher für Blätter gehalten. Wie a. a. O.[1]) nachgewiesen wurde, besteht die „Mamille" aus drei Teilen: 1. dem unteren stark herangewachsenen Teil des Blattes, den man als „Blattkissen" bezeichnen kann; 2) dem Achselsproß, welcher mit dem oberen Teile des Blattkissens seiner ganzen Länge nach vereinigt ist (Fig. 1389). Der Vegetationspunkt des Achselsprosses teilt sich dabei vielfach in zwei-, später durch Dauergewebe getrennte Teile: einen oberen, der nur verdornte Blättchen hervorbringt und einen unteren, der zu einer Blüte oder einem vegetativen Achselsproß wird. Bei manchen Mamillarien sitzen die Blüten auf den

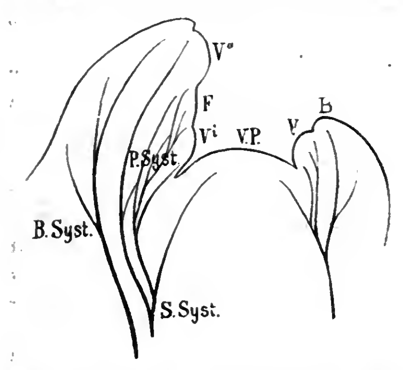


Fig. 1389. Längsschnitt (schematisiert) durch den Vegetationspunkt einer Mamillaria mit gefurchten Mamillen. (Nach GANONG.) *V.P.* Sproßvegetationspunkt, rechts junge „Mamille", bestehend aus dem Blatt *B*, auf das sein Achselsproß *V* „hinaufgerückt" erscheint. Der Vegetationspunkt teilt sich, wie die Mamille links zeigt, in einen oberen (V^a) und einen unteren (V^i), beide sind durch Dauergewebe (*F*) getrennt.

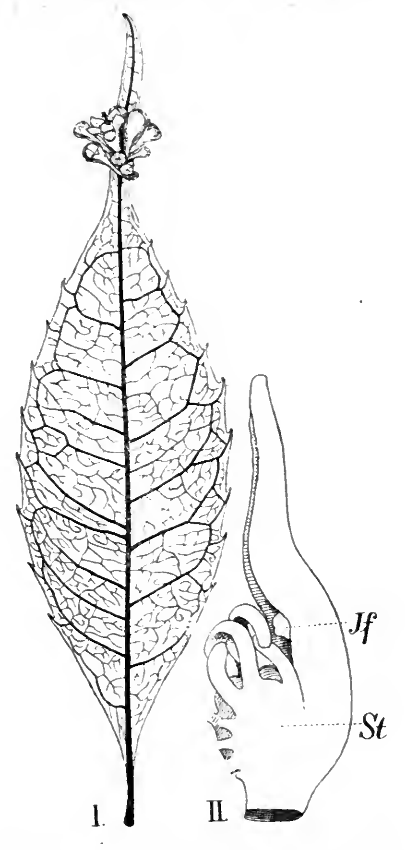


Fig. 1390. Dulongia acuminata H. B. K. *I* Blatt mit Infloreszenz (2 mal vergr.). *II* Junges Blatt (stärker vergr.) von der Seite. *Jf* die Anlage der Infloreszenz, *St* das eine der beiden, mit gestielten randständigen Drüsen (von denen einige abgebrochen sind) versehenen Nebenblätter.

Spitzen der „Mamillen", und dann erhalten wir ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei anderen Pflanzen bei den blattbürtigen Blüten oder Blütenständen antreffen.

Wir sehen dabei ab von den nur fälschlich als blattbürtig beschriebenen, wie sie sich z. B. bei Limnanthemum-Arten finden[2]), ebenso von den Phyllokladien, bei denen es sich um blattähnlich ausgebildete Zweige handelt, deren Blütenproduktion nichts Auffallendes hat.

[1]) Vgl. Pflanzenbiol. Schilderungen I. GANONG, Beitr. zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Kakteen. Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband zum Jahrg. 1894). p. 49 ff.

[2]) Vgl. GOEBEL, Morpholog.-biolog. Studien. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX.

Auf den Blättern einiger Dikotylen finden sich Blütenstände [1]), so bei Helwingia japonica, Dulongia acuminata H. B. K. (Phyllonoma), Chailletia-Arten, Stephanodium peruvianum, Polycardia phyllanthoïdes, Begonia sinuata, B. prolifera u. a.

Man kann dies Verhalten von dem für die Mamillarien soeben geschilderten ableiten, wenn man sich den dem Deckblatt und Achselsproß gemeinsamen unteren Teil stark gestreckt und nur als Blatt ausgebildet denkt.

So z. B. bei Helwingia ruscifolia, wo die Inflorescenz in der Blattachsel angelegt wird. In anderen Fällen aber dürfte die Achselknospe schon von vornherein auf der Blattfläche des Tragblattes, nahe der Blattbasis oder weiter oben angelegt werden. So bei Dulongia, von der Fig. 1390 eine Abbildung gibt. Die Infloreszenz entspringt auf der Oberseite des Blattes, unterhalb von dessen vom übrigen Blatte verschieden gestalteter „Vorläuferspitze". Es liegt kein Grund vor, das Blatt etwa für einen blattähnlichen Zweig zu halten. Es hat an seiner Basis Nebenblätter und trägt in den (freilich sehr wenig zahlreichen) von mir untersuchten Fällen eine Achselknospe (ähnlich wie die Mamillen der Mamillarien), ferner zeigt es ganz die gewöhnliche Blattentstehung. Daß die Anlage der Infloreszenz zunächst nahe der Blattbasis auftritt, entspricht dem interkalaren Wachstum des Blattes. Die von C. DECANDOLLE untersuchte anatomische Beschaffenheit „steriler" Blätter wich von der fertiler nicht wesentlich ab; es dürfte dies damit zusammenhängen, daß für die Versorgung der kleinblütigen Infloreszenzen, aus denen (soweit mir die Untersuchung von Herbarexemplaren ein Urteil gestattet) nur eine oder zwei Früchte hervorgehen, das Leitbündelsystem der Blattmittelrippe ausreicht.

Ob die eigentümliche Erscheinung epiphyller Infloreszenzen mit den Lebensverhältnissen in Beziehung steht, läßt sich nur an den natürlichen Standorten entscheiden. Indes dürfen wir wohl einen besonderen Nutzen der Blattbürtigkeit der Infloreszenzen von Dulongia bezweifeln. Ein derartiges Verhalten wird nur bei kleinblütigen und kleinfrüchtigen Pflanzen möglich sein. Auch daß die Blüten durch ihre Lage auf dem Blatte für die Bestäubungsverhältnisse in eine günstigere Stellung kommen, also durch die Benützung der Blattfläche sozusagen einen Infloreszenzstiel einsparen, ist keine irgend überzeugende Annahme. Denn eine ängstliche Sparsamkeit treffen wir bei Pflanzen überhaupt nicht an. Bei Erythrochiton hypophyllanthus stehen übrigens die Blüten auf der Unterseite der Blattfläche — was, wenn das Blatt sich nicht etwa dreht, für das Sichtbarwerden der Blüten nicht eben günstig erscheint.

Wie bei den angeführten Beispielen Blüten bzw. Infloreszenzen auf den Blättern entstehen, so bei anderen Pflanzen vegetative Knospen — teils auf der Oberseite wie bei Nymphaea micrantha (bulbillifera) teils am Rande des Blattes wie bei Bryophyllum. Selbstverständlich erhalten diese blattbürtigen Knospen keine anderen Eigenschaften oder Aufklärung dadurch, daß man sie als „adventive" bezeichnet. Sie entstehen ebenso wie die oben erwähnten ganz regelmäßig — nicht etwa an schon ausgewachsenen Blättern, wie man früher annahm, sondern schon so lange die Blätter noch embryonale Beschaffenheit haben. Daß sie der vegetativen Vermehrung dienen, ist ebenso selbstverständlich, als daß sie von der axillären Ver-

[1]) Vgl. C. DECANDOLLE, Recherches sur les inflorescences épiphylles. Mém. de la société de physique et d'hist. nat. de Génève, Vol suppl. 1890, Nr. 6. H. HARMS, Über eine Meliacee mit blattbürtigen Blüten Ber. der Deutschen bot. Gesellsch., XXXV (1917), gibt eine Aufzählung aller derzeit bekannten Fälle.

zweigung nicht abgeleitet werden können. Sie zeigen aber, daß phyllogene Knospenbildung auch bei Samenpflanzen vorkommt, ohne daß es sich um eine Verschiebung handelt. Gewiß können wir einzelne Fälle auf eine solche zurückführen. Aber wie der normale Achselsproß vielfach schon nicht mehr allein auf der Achse auftritt (Fig. 95 *I*), sondern auf einer dieser mit dem Deckblatt gemeinsamen Zone (Fig. 95 *II*), so kann auch in anderen Fällen die Knospenbildung ganz auf das Blatt verlegt werden. Hier wie überall läßt sich die Mannigfaltigkeit der Gestaltbildung nicht in ein Schema pressen, wohl aber ihr Zusammenhang verfolgen.

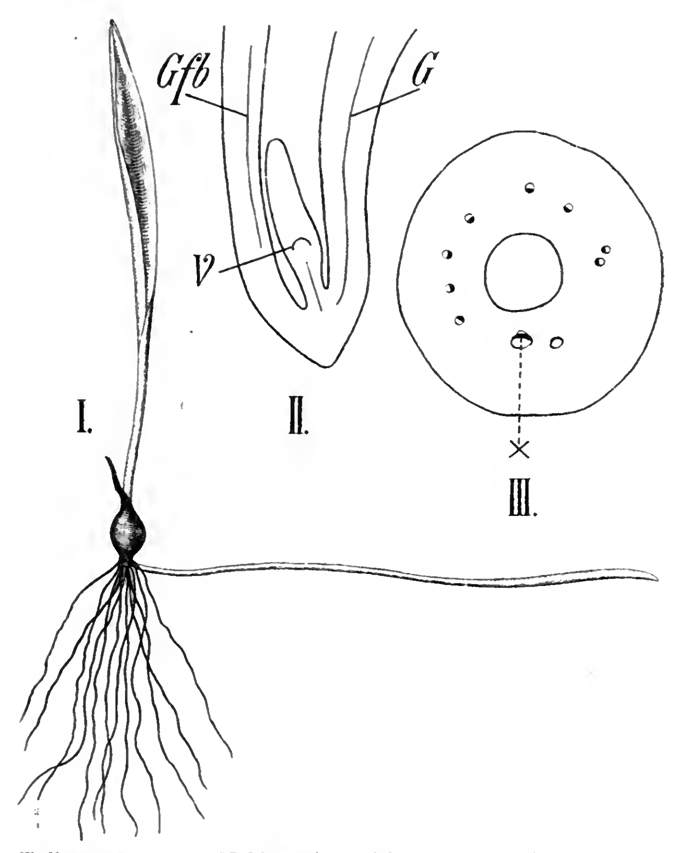


Fig. 1391. Tulipa praecox. *I* Habitus einer nicht blühenden Pflanze mit rhizomorphem Ausläufer. *II* Längsschnitt durch die Spitze dieses Ausläufers Bei *V* Vegetationspunkt der nahe der Spitze befindlichen Knospe. *III* Querschnitt durch den hohlen Teil des Ausläufers. Bei × Leitbündel mit 2 Siebteilen — die einzige anatomische Andeutung des „Verwachsungsvorganges".

Zum Schluß sei noch ein besonders eigentümlicher Fall von „Verschiebung" besprochen, durch welche die wurzelähnlichen (rhizomorphen) Ausläufer zustande kommen, wie sie für einige Tulipa-Arten (Fig. 1391) und einige Orchideen (z. B. Herminium Monorchis) bekannt sind [1]. Auf die biologische Be-

[1]) Irmisch, Zur Morphologie der monokotylen Knollen und Zwiebelgewächse, Berlin 1850 und: Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853. Anatomische Angaben bei A. Robertson, The „droppers" of Tulipa and Erythronium. Annals of botany. Vol. XX, 1906.

deutung dieser merkwürdigen Organe wurde p. 17 hingewiesen. Hier handelt es sich um die Art ihres Zustandekommens. Ausgegangen sei dabei von dem Schema Fig. 1392. Wesentlich ist, daß ein Sproßvegetationspunkt (*K* Fig. 1392) vollständig umgeben ist von einer Blattanlage. Daß gerade bei Monokotylen ein solches Umgreifen der Blattanlagen häufig eintritt (z. B. bei den Gräsern, die eine „verwachsene“ röhrenförmige Blattscheide haben) wurde p. 1332 dargelegt. Die Blattanlage entspringt in dem Schema hinten höher am Vegetationspunkt als vorne. Sie wird später vollständig geschlossen, besitzt aber ursprünglich eine Öffnung. Diese braucht natürlich nicht an der Spitze zu liegen, wie das im Schema als einfachster Fall angenommen ist.

Die dem Sproßvegetationspunkt und dem Blatte *b* gemeinsame Zone und die ihr angrenzende des Blattes sind in Fig. 1392 schraffiert. Wenn diese Zone eine starke Streckung erfährt, so muß ein hohles Gebilde entstehen, nahe dessen Spitze sich innen eine Knospe *K* befindet [1]). Will man die miteinander verschmolzenen Gewebe von Achse und Blatt abgrenzen, so würde man, wie die Punktierung in Fig. 1392, *4* andeutet, eine Blattröhre bekommen, die innen auf Einer Seite mit Sproßachsensubstanz überzogen ist. Jedenfalls haben wir es zu tun mit einem röhrenförmigen Bohrblatt, auf welches ein Sproßvegetationspunkt verschoben ist.

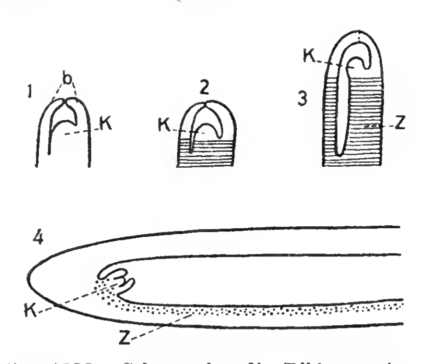


Fig. 1392. Schema für die Bildung eines rhizomorphen Ausläufers. *K* Sproßvegetationspunkt, *b* das ihn umfassende Blatt. Die schraffierte Zone streckt sich. *Z* der aus „Verwachsung“ von Sproßachse und Blatt gebildete Teil.

Ist das Blatt, das so mit einem Teil der Sproßachse verschmilzt, nicht röhrenförmig geschlossen, sondern flach, so ergeben sich die höchst sonderbaren Ausläuferblätter von Allium magicum und A. nigrum, von denen p. 127 angenommen wurde, daß sie (obwohl eigentlich aus einer Vereinigung von Sproßachse und Blatt hervorgegangen) doch der Hauptsache nach nur als Blätter ausgebildet seien.

Sowohl die rhizomorphen Ausläufer als die Ausläuferblätter sind Organe, deren Gestalt und Funktion in deutlicher Beziehung zueinander stehen (vgl. p. 16). Entstanden sind sie aber, wie zu zeigen versucht wurde, durch Steigerung eines Wachstumsvorganges, der in einfacherer Gestaltung vielfach auch da auftritt, wo eine besondere Bedeutung für die Pflanze zunächst nicht sicher zu erweisen ist.

Ebenso wie bei der Entwicklung der Laubblätter, vieler Blütenstände u. a. sehen wir auch in diesem Falle wieder, mit wie einfachen Mitteln — wesentlich nur durch verschiedene Verteilung der Wachstumvorgänge, namentlich durch „eingeschaltete“ Wachstumszonen — die Pflanze von einer gegebenen Grundform aus eine reiche Mannigfaltigkeit hervorzubringen vermag.

Durch das „Anwachsen“ des Achselsprosses an die Hauptachse wird der Achselsproß natürlich von seinem Deckblatt räumlich entfernt, ein Vorgang, der namentlich für die Infloreszenzen einiger Boraginaceen (Sym-

[1]) Wie ich (Flora 95, 1905, p. 133) angab, besitzen die rhizomorphen Ausläufer von Herminium Monorchis eine kurze Streckungszone hinter der Spitze (wie die Wurzeln). Nach einer Angabe von A. Robertson (a. a. O. 433) scheint dasselbe bei den rhizomorphen Ausläufern von Tulipa silvestris der Fall zu sein.

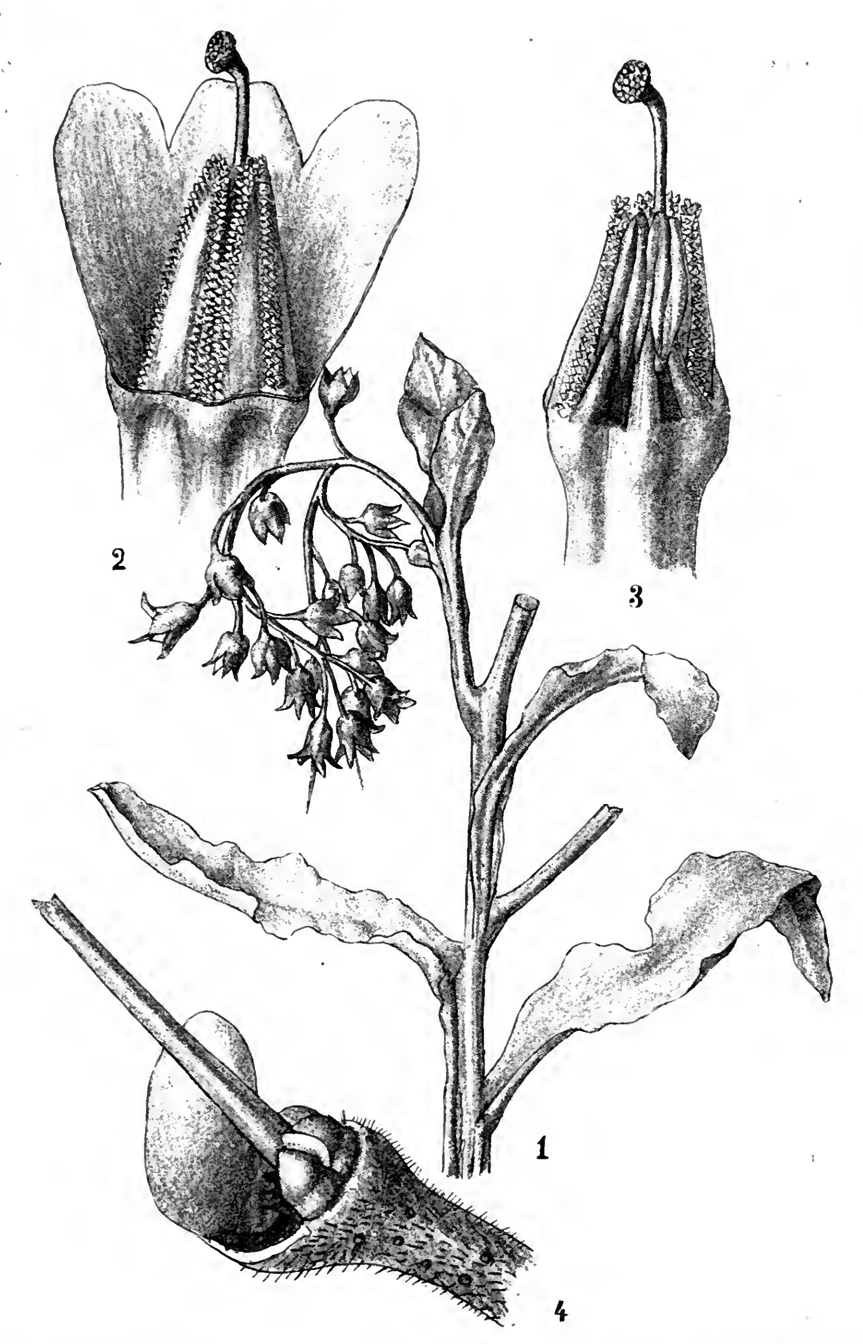


Fig. 1393. Symphytum officinale nach SCHUMANN. *1* Sproßstück. Die unteren zwei Blätter haben je einen Achselsproß, der zur Blüte gelangt. Der des untersten ist abgeschnitten. Beide Achselsprosse sind der Hauptachse „angewachsen". Letztere ist durch die herablaufenden Blattbasen geflügelt.

phytum, Fig. 1393), Anchusa italica u. a. bekannt ist[1]). Er kommt zustande durch Streckung einer dem Haupt- und dem Seitensproß gemeinsamen Zone an der Basis des letzteren. Dieser Fall unterscheidet sich also von den vorher besprochenen wesentlich nur durch die Lage der — gegenüber anderen Pflanzen — „eingeschalteten" Streckungszone[2]). Die Basis des Seitensprosses „berindet" dann — in mehr oder minder hervortretender Weise — den Hauptsproß. Wer einen „Nutzen" dieses Vorganges suchen will, könnte ihn darin erblicken, daß die „angewachsenen" blühenden Seitentriebe emporgehoben werden, ohne ihren eigenen Stiel entsprechend verlängern zu müssen. Sie benutzen dazu sozusagen ein Stück der Hauptachse und ersparen also Material, das sie sonst zur Verlängerung ihrer Sproßachse hätten verwenden müssen. Indes ist die Annahme, daß die Natur sparsam sei, wie öfters betont wurde, nur eine anthropomorphistische. Der „Nutzen" des Anwachsens ist also ein durchaus problematischer. Es ist um so auffallender, je kräftiger ernährt die Pflanzen sind. Wir können also annehmen, daß unter diesen Bedingungen eine an sich wachstumsfähige, aber hinter anderen zurückstehende Zone erst ihre volle Wachstumsfähigkeit erlangt.

Rückblick auf die Art der Verzweigung:

1. Es wurde im allgemeinen Teil zu zeigen versucht, wie schon bei den Farnen die gabelige Verzweigung häufig ersetzt wird durch eine solche, bei der zwischen einem Blatte und einer Seitenknospe konstante räumliche Beziehungen auftreten.

2. Bei den Samenpflanzen sind diese zu einer „Paarung" geworden, für deren weite Verbreitung wir auch physiologische Beziehungen anführen konnten. Aber sofort tritt die Mannigfaltigkeit der Organbildung wieder ins Spiel: sie zeigt sich darin, daß

a) die räumlichen Beziehungen zwischen Blatt und Achselsproß (wenn wir nur radiäre Sprosse ins Auge fassen) verschiedene sein können, daß letzterer bald allein auf der Sproßachse, bald in dem Winkel zwischen diesem und dem Deckblatt, bald ganz auf dem Deckblatt auftritt;

b) daß auch die zeitlichen variieren;

c) daß bald das Deckblatt, bald der Achselsproß ganz ausfallen können;

d) daß sich — je nach der Verteilung des Wachstums — mannigfache Verschiebungen ergeben können[3]) (Deckblatt auf Achselsproß, Achselsproß auf Deckblatt, Achselsproß auf Hauptachse, Vegetationspunkt auf ein ihn ringförmig umgebendes Blatt).

Diese Abänderungen als im Kampfe ums Dasein durch Zuchtwahl bedingte Anpassungen anzusehen, liegt kein Grund vor. Wir sahen, daß man bei

[1]) L. J. Čelakovský, Über die Emporhebung von Achselsprossen. Ber. d. D. bot. Gesellschaft XVIII (1900), p. 2 ff. F. Muth, Unters über die Entwicklung der Infloreszenzen und der Blüten, sowie über die angewachsenen Achselsprosse von Symphytum officinale. Flora 91 (1902). Der Verf. vermutet als Ursache des Anwachsens den „wechselnden Druck, den die älteren Laubblätter auf die jüngeren Anlagen ausüben" — ohne ihn irgend nachgewiesen zu haben. Daselbst weitere Literatur. Ob wie Muth meint, die basalen (nicht mit der Hauptachse verwachsenden) Seitenknospen etwas anders angelegt werden, als die oberen (später verschobenen), dürfte wohl noch näher zu prüfen sein.

[2]) Es handelt sich also nicht (wie fälschlich angenommen wurde) um eine nachträglich eingeschaltete Streckungszone, vielmehr ist in die Streckung nur (von vornherein) eine Zone einbezogen, die bei anderen Pflanzen nicht oder nur wenig wächst.

[3]) Es sei hervorgehoben, daß diese so gut wie ausschließlich in der floralen Region auftreten, in der die ernährungsphysiologischen Beziehungen zwischen Blatt und Achselsproß andere sind, als in der vegetativen, wie denn ja auch die Deckblätter in dieser Region nicht selten fehlschlagen.

einigen davon Beziehungen zu den Lebensverhältnissen erkennen (z. B. bei den rhizomorphen Ausläufern) oder doch vermuten kann. Aber im Grunde liegt dasselbe vor, was wir bei allen Mannigfaltigkeiten antreffen: sie können „zweckmäßig“ sein, aber brauchen es nicht zu sein.

§ 2. Mehrzahl von Achselknospen.

Daß die Seitensprosse aus der Sproßachse hervorgehen, ist besonders deutlich bei einigen Pflanzen, bei denen nicht nur Ein sondern mehrere Achselsprosse sich in Einer Blattachsel entwickeln.

Dies gibt Anlaß zu folgender Fragestellung: 1. In welcher Beziehung stehen diese Seitensprosse zueinander, sind sie unabhängig voneinander entstanden oder liegt eine frühzeitige Verzweigung Eines Achselsprosses vor. 2. Ist die Mehrzahl der Achselsprosse als eine Anpassungserscheinung zu betrachten oder ist sie nur auf Wachstumseigentümlichkeiten der betreffenden Pflanzenformen zurückzuführen?

1. Unzweifelhaft kommen beide Fälle vor (vgl. z. B. das p. 1449 für manche Kakteen Angeführte, wonach durch Teilung eines Vegetationspunktes zwei übereinander liegende entstehen). Wir wollen aber zunächst nur die erwähnen, bei welchen es sich um unabhängig voneinander entstandene Knospen handelt. Diese stehen entweder der Länge nach in einer oder mehreren Reihen übereinander, alle gleich zur Hauptachse orientiert, („Serialknospen“) oder der Quere nach angeordnet, „Kollateralknospen“ Erstere finden sich namentlich bei manchen Dikotylen, mit gestreckten Internodien, letztere — entsprechend der Breite des Blattgrundes und der geringen Querschnittsgröße der einzelnen Knospen — namentlich bei Monokotylen.

So stehen z. B. in den Blattachseln von Aristolochia Clematitis eine Anzahl von Blüten in zickzackförmiger Anordnung in zwei Reihen, die ältesten am weitesten von der Blattachsel entfernt. Bei Aristolochia Sipho, Menispermum canadense, oberhalb der Kotyledonen von Juglans regia und in anderen Fällen stehen dagegen die Seitenknospen in einer einfachen Reihe oberhalb eines Blattes. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von Aristolochia Sipho und Clematitis sowie von Menispermum canadense hat ergeben, daß diese Knospenreihen unabhängig voneinander aus dem Stengelgewebe entspringen. „Die Tatsache ist einfach die, daß in der Blattachsel, wo sonst ein Sproß sich befindet, das Gewebe des Stammvegetationspunktes eine Zeitlang im Zustand des Vegetationspunktes verharrt, und eine Anzahl von Knospen in progressiver Reihenfolge bildet [1].“ Es entspringen die betreffenden Sprosse dann aus einer über der Blattbasis gelegenen verhältnismäßig großen Zone embryonalen Gewebes.

Ein ähnlicher Fall liegt vor bei manchen Moosen, bei denen mehr als Ein Seitensproß aus einem Scheitelzellsegnent hervorgeht (vgl. p. 834 Fig. 832).

Auch in anderen Fällen hat sich gezeigt, daß die Serialknospen dem interkalaren Wachstum der Sproßachsen entsprechend (meist in absteigender Reihenfolge, bei Lonicera in aufsteigender) unabhängig voneinander entwickeln.

Es ist vielfach versucht worden, diese Fälle auf die wiederholte Ver-

[1]) GOEBEL, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. des botan. Inst. in Würzburg, 2. Bd., p. 391. Zu demselben Resultat gelangte KOCH a. a. O.

[2]) Vgl. A. HANSEN in Abh. der Senckenb. naturf. Gesellsch., 7. Bd., p. 169.

zweigung eines Axillarsprosses zurückzuführen[1]), und scharfe Grenzen zwischen beiden werden sich kaum ziehen lassen. Wenn man sich vorstellt, entweder die oben erwähnte embryonale Zone des Hauptsprosses entspreche schon der Anlage Eines Achselsprosses oder das Gewebe des ersten Achselsprosses sei mit seiner Innenseite (Oberseite) mit der des Hauptsprosses verschmolzen und produziere auf seiner embryonal bleibenden Außenseite weitere Sprosse, so hat man durch diese Konstruktion das Schema der axillären Verzweigung mit Einem Seitensproß gerettet.

Aber für die Annahme, daß das für alle Fälle (serialer) Knospenbildung zutrifft, liegt kein Beweis vor.

2. Sehen wir ab von Aristolochia Clematitis, bei welcher die oberen der in Mehrzahl über einer Blattachsel vorhandenen Achselsprosse sich zu Blüten, die unteren zu Laubsprossen ausbilden, so ist zu bemerken, daß die meisten der in Mehrzahl angelegten Achselsprosse sich gewöhnlich nicht entfalten, sondern nur der oberste, während die anderen zu Ruheknospen werden, und nur bei Verletzung der Hauptknospe austreiben. Bei Juglans regia z. B. findet man oberhalb der Blattachseln der Kotyledonen eine Anzahl (bis zu acht) Sproßanlagen übereinander, von welchen auch hier die obere die kräftigste ist. Von allen diesen Sproßanlagen wächst aber gewöhnlich keine aus, sondern sie vertrocknen allmählich, und nach Verlauf einiger Jahre (nachdem die Achse etwas dicker geworden und die äußerste Rindenschicht abgestorben und oft zerspalten ist) findet sich keine Spur mehr von ihnen. Wenn aber der Endtrieb im ersten oder zweiten Jahre zerstört wird, dann pflegen eine oder einige der Sproßanlagen auszuwachsen und zwar in der Reihenfolge ihrer Anlegung, also die oberste zuerst. Ganz ähnlich verhält sich Gymnocladus canadensis, während die ebenfalls in Mehrzahl in den Blattachseln übereinander stehenden Sproßanlagen von Gleditschia sinensis sich so verhalten, daß die oberste zu einem Dorne, die darauf folgende zum Laubsproß wird, und die weiter unten stehenden Knospen entweder zu Laubknospen, oder (wenn sie erst an älteren Stammteilen austreiben) ebenfalls zu Dornen werden. Jedenfalls ist die Entwicklung, welche die einzelnen Knospen erfahren auch hier keine von vornherein festgelegte.

Daraus geht hervor, daß die Bildung einer Mehrzahl von Achselknospen zwar die Möglichkeit bietet, ohne Beeinträchtigung der vegetativen Verzweigung die Seitensprosse auch für andere Leistungen (z. B. als Blüten, Dornen, Knöllchen) heranziehen zu können und daß die für gewöhnlich nicht austreibenden wenigstens — wie sie Verf. früher genannt hat — „Organreserven" für den Notfall darstellen. Aber wir können darin keine besondere im Kampf ums Dasein erworbene Anpassung sondern nur eine Ausnützung eines durch die Eigenart der betreffenden Pflanzen gegebenen Verhaltens sehen. Denn niemand wird behaupten können, daß ein Juglans oder ein Menispermum mehr einer Beschädigung seiner Endknospen ausgesetzt sei als andere Pflanzen und deshalb besondere Organreserven brauche, als sie sonst in den ruhenden, einfachen Knospen gegeben sind, von denen ja bei den Holzgewächsen keineswegs alle austreiben. Eine experimentelle Behandlung der Frage steht noch aus, wir können also nicht sagen, ob es z. B. möglich ist, bei Pflanzen, welche sonst mehrere Achselknospen bilden, alle bis auf Eine (die erstauftretende) zu unterdrücken, und dadurch dem Problem, welche Ursachen die Mehrzahl der Achselknospen bedingen, näher zu kommen.

---

[1]) So auch von Russell, Recherches sur les bourgeons multiples. Ann. des scienc. VII. Sér., T. VII.

§ 3. Stellung der Achselknospen zum Deckblatt.

Der häufigste Fall ist der, daß die Achselknospe annähernd vor der Mitte ihres Deckblattes steht. Indes wurden schon im allgemeinen Teil eine Anzahl von Abweichungen angeführt. Hier sei (da das meist ganz übersehen wird) betont, daß diese immer bestimmt sind durch die Gesamtsymmetrie des Sprosses.

Am auffallendsten tritt das hervor bei dorsiventralen Sprossen.

So sahen wir, daß bei den zweizeilig beblätterten dorsiventralen Sprossen von Vicia Cracca (Fig. 278, 279) die Infloreszenzen alle nach Einer Seite der Sproßachse, der Lichtseite hin „verschoben" sind. Auf der Schattenseite steht ein „Beisproß", den man seiner Stellung in der Blattachsel nach für den primären Achselsproß halten könnte, was er nicht ist.

Vergleichen wir damit einen radiären Leguminosensproß, etwa den von Acacia (Albizzia) lophantha so finden wir auch hier den primären Achselsproß nicht vor der Mitte seines Deckblattes, sondern nach Einer Seite hin verschoben. Aber die „Verschiebung" erfolgt stets in derselben, mit der Anordnung und Reihenfolge der Blätter in Beziehung stehenden Richtung — der primäre Seitensproß steht stets auf der „anodischen" Seite, auf der kathodischen tritt der erste „Beisproß" auf. Es ist das dieselbe Spirotrophie, für welche auch die Cucurbitaceen p. 1407 als besonders auffallendes Beispiel angeführt wurden.

Bezüglich des Caryophylleen- und des Acanthaceentypus der Verzweigung sei auf den allgemeinen Teil verwiesen.

§ 4. Arbeitsteilung unter den Sprossen.

Bei einjährigen Samenpflanzen findet eine ausgeprägte Arbeitsteilung zwischen den vegetativen Sprossen nicht statt. Die Sprosse haben zwar verschiedene Richtung, sind aber alle zum Leben am Lichte bestimmt, und gehen schließlich alle zur Blütenbildung über. Die Sproßanlagen in der unteren Region der Pflanze aber bleiben oft unentwickelt oder treten doch nur bei besonders üppiger Ernährung oder bei Beschädigung des Hauptsprosses in die Entwicklung ein. In je spätere Entwicklungsstadien die Bildung der Fortpflanzungsorgane hinausgeschoben wird, desto mehr hat, wie schon früher bemerkt der Vegetationskörper Gelegenheit zur Massenzunahme und der damit verbundenen Arbeitsteilung.

Es treten dann Umbildungen der Sprosse nach verschiedener Richtung ein.

Diese kann wie in allen derartigen Fällen früher oder später vor sich gehen. Ein „Dorn" von Prunus spinosa bringt zunächst eine Anzahl (nach oben hin an Größe abnehmender) Laubblätter hervor und verdornt dann. Er ist zuerst Laubsproß, dann wird er Dorn und es ist leicht, ihn zur Weiterentwicklung als Laubsproß zu zwingen, wenn man den Sproß, an dem er entspringt, früh genug oberhalb der Einfügung des eigentlich zur Verdornung bestimmten Zweiges abschneidet.

Die Ausläufer von Circaea lutetiana und alpina, welche im Boden entstehen, sind von Anfang an Ausläufer, sie haben nur kleine Schuppenblätter. Wir können aber, wie Fig. 1407 zeigt, durch bestimmte, unten zu erwähnende Eingriffe eine Pflanze, die schon eine Anzahl von Blattpaaren gebildet hat, zwingen, an ihrer Spitze — wo sich normal ein Blütenstand bilden würde — zu einem dem Boden sich zuwendenden Ausläufer auszuwachsen. Auch sonst so tiefgreifend veränderte Sproßformen, wie die Blüten sie

darstellen, können auf primitiven Stufen (weibliche Blüten von Cycas) als Laubsprosse weiter wachsen; bei anderen Pflanzen geschieht dies nur ausnahmsweise bei pathologischen Störungen.

Nicht immer ist aber eine solche Umbildung mit den bis jetzt angewandten Mitteln möglich.

Vielleicht ist die Sproßform überall eine „labile", so daß die Umbildung in einen vegetativen Sproß, derart, wie ihn die Pflanze sonst besitzt, erfolgen kann. Aber z. B. die Sprosse einer Casuarina mit ihren zu kleinen Blattscheiden verkümmerten Blättern in eine mit Laubblättern versehene Form überzuführen, wird schon deshalb unmöglich sein, weil solche Laubblätter selbst bei der Keimung nicht mehr auftreten, also der Pflanze sozusagen nicht mehr zur Verfügung stehen. Ebenso ist klar, daß die Umbildung eines Sprosses um so schwieriger beeinflußbar sein wird, je früher sie im „normalen" Verlauf der Entwicklung erfolgt [1]).

Die Lehre von der „Sproßfolge", d. h. dem Aufbau der Pflanzenkörper aus Sprossen verschiedener Funktion und verschiedener Ausbildung, läßt in Kürze sich nicht darstellen, es können nur im allgemeinen die Beziehungen der Sprosse zu ihrer Funktion besprochen werden. Es soll dies geschehen in zwei Abschnitten: der Sproß als Vegetationsorgan und der Sproß im Dienste der Fortpflanzung.

Die auffallendsten Verschiedenheiten ergeben sich zwischen den oberirdisch und den unterirdisch wachsenden Sprossen, zwischen denen freilich, wie noch zu erwähnen sein wird, ebensowenig scharfe Grenzen zu ziehen sind, wie sonst bei derartigen Einteilungen. Trotzdem erscheint es angemessen, sie gesondert zu betrachten, weil sie durch eine ganze Anzahl biologischer Charaktere voneinander getrennt sind.

§ 5. Oberirdische (photophile) Sprosse.

a) Wir betrachten zunächst die orthotropen, radiären Sprosse.

Für die Gestaltung ist zweierlei wichtig: die Anordnung der Blätter und die Länge der Internodien. Bei Sproßachsen mit gestreckten Internodien ist die Anordnungsweise der Blätter innerhalb ziemlich weiter Grenzen offenbar biologisch gleichgültig. Ob an einer gestreckten Sproßachse die Blätter in Quirlen oder zerstreut, nach $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ usw. stehen, kann für die Funktion der Blätter wenig ins Gewicht fallen, für sie ist die Hauptsache, daß sie einander nicht dauernd verdecken resp. beschatten. Anders bei Pflanzen mit kurz bleibenden („gestauchten") Internodien. Hier sehen wir vielfach besondere Einrichtungen, welche eine Übereinanderlagerung der Blätter vermeiden. Es zeigt sich dabei, daß die bei gestreckten Internodien wenig hervortretende Asymmetrie der Sproßachsen bei gestauchten Internodien von Bedeutung sein kann.

Callitriche (Fig. 1394) hat Blätter, die in gekreuzten Paaren stehen; die Internodien sind zunächst gestreckt. Wenn die Sproßspitze dieser Wasserpflanze aber den Wasserspiegel erreicht, tritt eine Hemmung der Internodienstreckung ein. Sie bleiben kurz, man kann sie aber durch Tieferpflanzen zur Streckung nötigen [2]). Wenn die Blattpaare miteinander rechtwinklig gekreuzt wären, müßten sie sich so decken, daß eigentlich nur die zwei jeweils obersten direktem Lichte ausgesetzt wären. Das

[1]) Vgl. im übrigen Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig 1908.

[2]) Zunächst versucht die Pflanze dann meist durch Verlängerung der schon gestreckten Internodien die Blattrosette an den Wasserspiegel zu bringen; wenn dies nicht ausreicht, treten auch die normal kurz bleibenden Internodien in die Streckung ein.

unterbleibt deshalb, weil die ganze Pflanze eine Drehung ihrer Achse aufweist[1]) Fig. 1394. Es bildet sich der bekannte „Wasserstern", dessen ältere Blätter durch die stielartige Streckung ihrer Basis über die jungen hervorragen.

Ganz ähnlich verhalten sich einige Cyperus-Arten mit nach $^1/_3$ („spiralig" stehenden) Blättern. Die Figg. 1395 und 1396 zeigen die Drehung der Blattzeilen. Sehr bekannt ist diese auch von Pandanus und einigen Aloë-Arten mit zweizeiliger Blattstellung (p. 211 Fig. 200 und 206).

Es ist klar, daß dieselbe Wirkung eintreten wird, wenn die Blätter von vornherein spiralig, aber mit „höheren" Divergenzen gestellt sind, wie bei vielen Sempervivum- und Sedum-Arten, den schwimmenden Blattrosetten von Trapa, Pistia u. a. Es ist keine Ausnahme, daß auch einige Pflanzen mit dekussierter Blattstellung basale Blattrosetten haben. So Gentiana acaulis, verna, Arnica montana u. a. Denn die Beobachtung z. B. von G. acaulis zeigt, daß die Zahl der Blattpaare, welche an der Basis stehen, eine sehr geringe ist, ich fand hier gewöhnlich nur vier

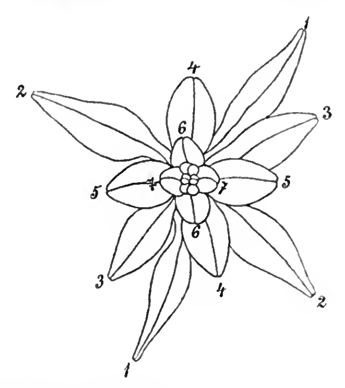


Fig. 1394. Callitriche verna. Blattrosette von oben (3fach vergr.).

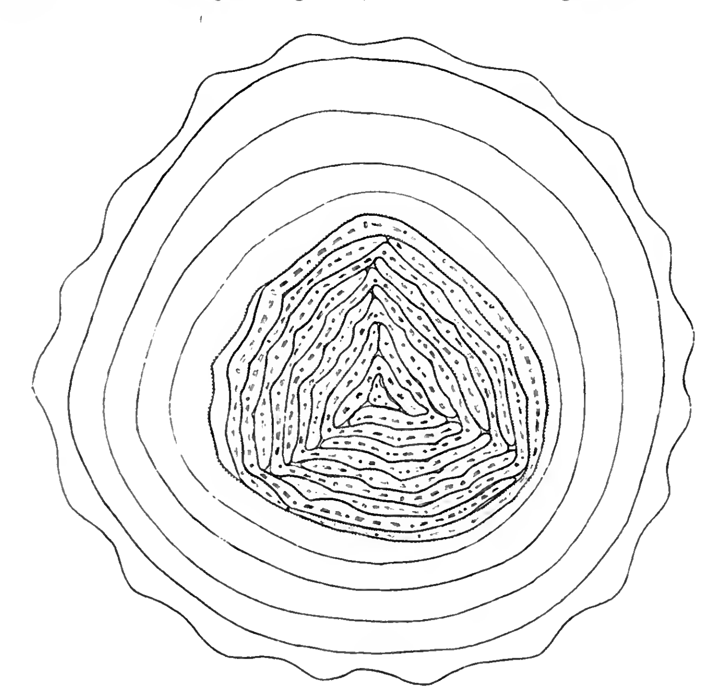


Fig. 1395. Cyperus alternifolius, Querschnitt durch eine (außen von Niederblättern umhüllte) Knospe. Die dreizeilige Anordnung der Laubblätter tritt deutlich hervor, ist aber bei den unteren schon etwas verschoben.

[1]) Es sei dahingestellt, ob nicht schon am Vegetationspunkt gleich bei Anlegung Abweichung von der Kreuzstellung eintritt.

assimilierende[1]), die Rosette bildende Blätter (die vergilbten älteren noch etwa erhaltenen kommen nicht in Betracht), so daß von einer Deckung der einzelnen Blätter hier keine Rede sein kann. Die Gentiana-Arten, die eine größere Anzahl von Blattpaaren bilden (z. B. G. lutea, asclepiadea u. a.), entwickeln gestreckte Internodien.

Übrigens finden sich Sprosse mit gestauchten Internodien bei Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und Lebensverhältnissen, so daß sich allgemeinere Erwägungen daran nicht anknüpfen lassen.

Eine der häufigsten Arbeitsteilungen der Assimilationssprosse ist die in Kurz- und Langtriebe. Diese Benennung ist insofern nicht ganz

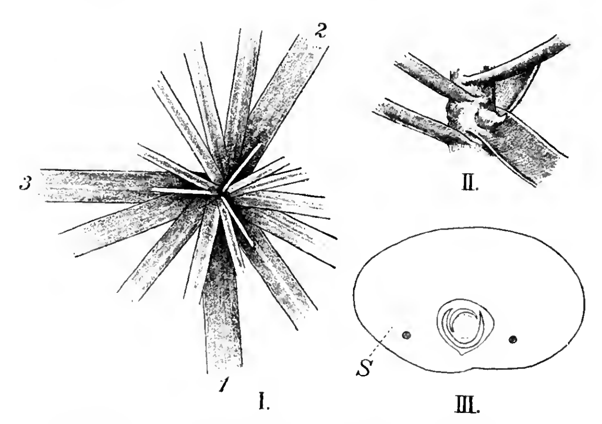


Fig. 1396. *I* Sproß dessen Blätter abgeschnitten sind) von oben. (1/2 nat. Gr.). *1, 2, 3* die drei gedrehten Blattzeilen. *II* Blatt mit Achselknospe. *III* Querschnitt der letzteren, das Vorblatt (*S*) ist zum Schwellkörper ausgebildet (vergr.).

zutreffend, als das Charakteristische beider Sproßformen weniger in der Länge, die sie erreichen, als in ihrer Bedeutung für den Aufbau der Holzpflanzen, um die es sich fast ausschließlich handelt, beruht.

Die Kurztriebe nehmen an dem Aufbau des bleibenden Gerüstes keinen Anteil, sie sterben nach verhältnismäßig kurzer Zeit ab. Ihre Sproßachse bringt es nicht zur vegetativen Verzweigung und zur dauernden Holzbildung. Dagegen sind die Kurztriebe vielfach die Sprosse, welche Blüten hervorbringen, was ganz mit der Tatsache übereinstimmt, daß „Wachstumshemmung die Blütenbildung begünstigt". Irgendwelche scharfe Grenzen zwischen Lang- und Kurztrieben lassen sich indes nicht ziehen. Bei manchen Pflanzen (z. B. Larix europaea) können die Kurztriebe spontan in Langtriebe auswachsen. Unter ungünstigen Bedingungen unterbleibt aber die Langtriebbildung oft jahrelang. Bei anderen läßt sich dasselbe Resultat durch Entfernung der Langtriebe erzielen, selbst in Fällen, wo die Kurztriebe so scharf von den Langtrieben gesondert sind, wie bei den Pinus-Arten. Hier bringen im späteren Lebensalter (betreffs der Jugendstadien vgl. p. 384) die Langtriebe nur Knospenschuppen (Niederblätter) hervor, die Assimilationsblätter sind beschränkt auf die Kurztriebe, an denen sie zu zweien (z. B. Pinus silvestris) oder mehr (z. B. fünf bei P. Strobus) auftreten. Auch hier kann man die

[1]) Waren es sechs, so waren die obersten sehr klein, daß sie nur den chlorophyllarmen unteren Teil des darunter stehenden Blattpaares deckten. Ebenso fand ich es bei G. verna.

Kurztriebe veranlassen, zu Langtrieben auszuwachsen, sie sind also von den Langtrieben nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden.

Besonders merkwürdig sind die Kurztriebe von Pinus monophylla [1]. Das einzige am Kurztrieb vorhandene nadelförmige Blatt braucht den Vegetationspunkt des Kurztriebes vollständig auf — es bleibt also nichts mehr davon übrig: bei Sciadopitys tritt, wie p. 125 angeführt wurde, ein ähnlicher Vorgang ein, nur daß ein Nadel p a a r den Vegetationspunkt ganz aufbraucht. Die Kurztriebe eilen in ihrer Entfaltung, wie es scheint, den Langtrieben meist voraus, eine Tatsache, die biologisch leicht verständlich ist, es ist dazu ein geringerer Kraft- und Stoffaufwand notwendig, als bei den Langtrieben. Teilweise kommt auch die Assimilationstätigkeit der Kurztriebe in Betracht, welche bei der Lärche z. B. erst das Material für die Bildung der Langtriebe zu liefern scheint. Daß bei insektenblütigen Pflanzen, z. B. Pirus, Prunus, die spätere Entwicklung der Langtriebe auch für den „Schauapparat" der Blüten von Vorteil ist, braucht kaum bemerkt zu werden. Daß die Kurztriebe von Pinus und Berberis zugleich mit ihren Deckblättern sich entfalten, hängt offenbar mit der Umbildung der letzteren zu Niederblättern resp. Dornen zusammen [2].

Sproßachsen, deren Internodien gestreckt sind, können durch ihren Chlorophyllgehalt bei der Assimilationsarbeit mitwirken, aber diese Tätigkeit tritt durchaus zurück gegenüber der der Blätter. Bei zahlreichen Pflanzen sehen wir aber eine Reduktion der Blätter und in Verbindung damit eine gesteigerte Assimilationstätigkeit der Sproßachsen eintreten. Ob in der Tat hier eine Korrelation stattfindet, geht aus den Untersuchungen von Boirivant [3] nicht mit Sicherheit hervor. Er fand, daß bei einer Anzahl von Pflanzen die der Blätter beraubten Sproßachsen chlorophyllreicher wurden. Bei Sarothamnus vulgaris zeigten so behandelte Sproßachsen ein Palisadenparenchym, das viel entwickelter war, als das der intakt gebliebenen Sproßachsen. Der Zusammenhang zwischen der Entfernung der Blätter und der reichlicheren Chlorophyllbildung in den Sproßachsen ist damit natürlich noch nicht aufgeklärt. Es wäre z. B. zu untersuchen, ob die Sproßachse als Assimilationsorgan stärker ausgebildet wird auch dann, wenn die Blätter nicht entfernt, aber an ihrer Assimilationstätigkeit verhindert sind und wieweit die durch die Entfernung der Blätter ermöglichte stärkere Belichtung der Sproßachsen auf die Ausbildung des Assimilationsparenchyms einwirkt. Immerhin darf ein Zusammenhang zwischen der Rückbildung der Blätter und der Ausbildung der Sproßachsen als Assimilationsorgane angenommen werden.

Die Verkümmerung der Blätter an assimilierenden Sproßachsen tritt namentlich ein bei xerophilen Pflanzen, bei denen es sich um eine Reduktion der transpirierenden Oberfläche handelt: Beispiele dafür ließen sich aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen anführen, es seien nur erwähnt die Casuarinen, viele Leguminosen (Spartium junceum u. a.), unter den Ranunculaceen Clematis afoliata (Fig. 326), die meisten Kakteen usw. Aber auch bei Sumpfpflanzen sehen wir dieselbe Erscheinung, so z. B. bei der in Fig. 1397 abgebildeten Composite, die ich an einem ganz feuchten, sumpfigen Standort in Westaustralien sammelte. Bekanntlich zeigen manche

---

[1] Vgl. W. Schneider, Vergl.-anat. Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von Pinus. Flora 105 (1913).
[2] Vgl. p. 97.
[3] Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. d. scienc. nat., Sér. 8 Bot. T. 6. (Die Literatur ist in dieser Abhandlung sehr unvollständig angeführt.)

(nicht alle) Sumpfpflanzen xerophile Charaktere, auf deren Beziehungen zu den Lebensverhältnissen hier nicht näher einzugehen ist.

Bei einer reichen Verzweigung der Sproßachsen mit reduzierten Blättern wird übrigens betreffs der Oberflächenentwicklung dasselbe Resultat sich ergeben, wie wenn Blätter vorhanden wären, und von unseren einheimischen Equiseten wird man zwar E. hiemale als xerophil bezeichnen können, nicht aber z. B. E. silvaticum, pratense und arvense. Es wird hier wie überall ein „innerer“ Faktor in Betracht kommen, der die Organbildung bedingt, die sich nicht lediglich als Anpassung verstehen läßt. So kommen denn auch unter den untergetaucht lebenden Pflanzen solche vor, die in diese Kategorie gehören. Dahin gehört z. B. Scirpus submersus C. Wright, den ich in großer Menge untergetaucht im Tapacoomasee antraf. Die Sproßachsen sind büschelig verzweigt, jede bringt einige Niederblätter hervor, und nimmt, was die Kurztriebe anbelangt, die Gestalt eines zylindrischen Blattes an, das unter der kleinzelligen Epidermis eine Schicht assimilierender Zellen trägt (Fig. 1398).

Assimilierende Sproßachsen (unter Reduktion der Blätter) sind bei Monokotylen überhaupt häufig, so bei Heleocharis, Scirpus lacuster, Restiaceen u. a. Die Jugendstadien dieser Pflanzen — soweit sie bekannt sind — bringen Laubblätter hervor; erst wenn sich die asssimilierenden, gestreckten Sproßachsen entwickeln, werden die Blätter (meist zu Niederblättern) reduziert. Vielleicht handelt es sich bei den assimilierenden Sproßachsen um Infloreszenzachsen (deren Blüten aber oft verkümmern). Wir werden bei Besprechung der Phyllocladien Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen. Die auffallende Ähnlichkeit, welche die sterilen Sproßachsen von Heleocharis [1]), Scirpus lacuster u. a.

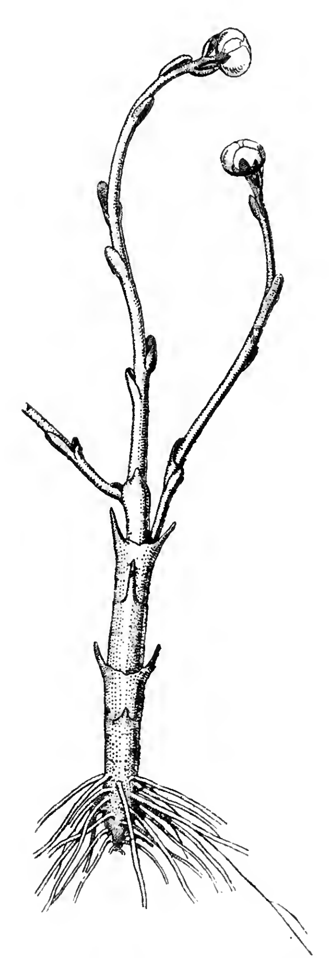


Fig. 1397. Blattarme Composite aus Westaustralien (1898).

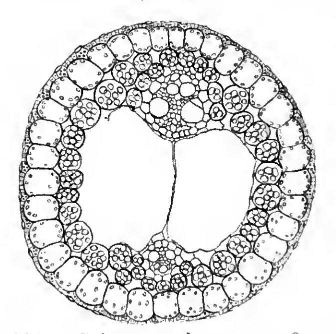


Fig. 1398. Scirpus submersus, Querschnitt durch eine Sproßachse (eines Langtriebes). Die Epidermis kleinzellig, darunter Assimilations- und Speichergewebe (Britt. Guiana 1899).

[1]) Diese bestehen aus einem mächtig entwickelten Sproßinternodium, an dessen Spitze, wenn sich keine Blüten entwickeln, zwei Schuppenblätter stehen. Am Rhizom finden sich nur Niederblätter. Bei Cyperus alternifolius u. a. trägt die gestreckte Sproß-

mit den zylindrischen Blättern von Juncus haben (die eben deshalb früher alt „culmi steriles“ bezeichnet wurden), läßt, da die Juncus-Arten wesentlich unter denselben Lebensbedingungen wachsen, vermuten, daß die Gestalt der Assimilationsorgane in beiden Fällen zu den Lebensverhältnissen in Beziehung steht. Bei manchen dieser Monokotylen läßt sich zeigen, daß die Blattbildung wieder eintritt unter solchen Umständen, welche für die Bildung der assimilierenden Sprosse ungünstig sind es handelt sich dabei wesentlich um ein Hervorrufen der Jugendstadien, also die Erscheinung, die früher (p. 404) besprochen wurde [1]).

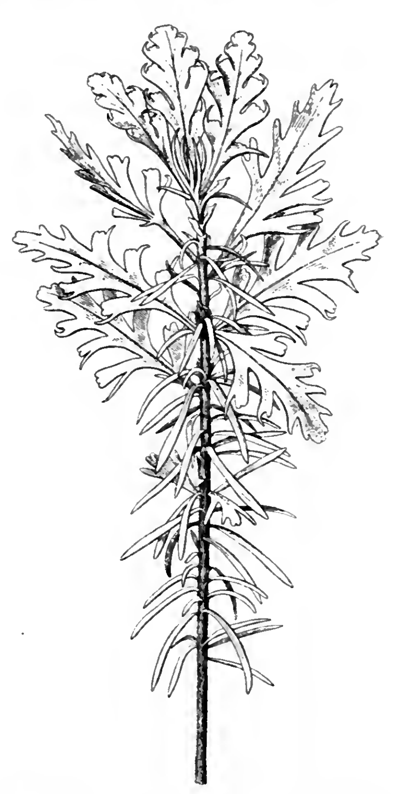


Fig. 1399. Phyllocladus rhomboidalis. Keimpflanze. Sie bringt zunächst nadelförmige Blätter hervor, später in deren Achseln die Flachsprosse. An der älteren Pflanze stehen diese in der Achsel von Niederblättern. (Neuseeland 1899.)

In den verschiedensten Verwandtschaftskreisen sehen wir, daß die assimilierenden Sproßachsen eine Oberflächenvergrößerung erfahren, diese kann durch zweierlei Vorgänge, die indes wohl kaum scharf voneinander trennbar sind, zustande kommen, durch Abflachung der Sproßachse und durch Flügelbildung. Für erstere z. B. sind Opuntia-Arten ein Beispiel, letztere erfolgt durch „herablaufende Blattbasen“. Solche finden sich auch an Sprossen, deren Blätter nicht reduziert sind (Symphytum-, Carduus-Arten u. a., vgl. p. 1321).

Je mehr die Gliederung in Internodien und Knoten verschwindet und die nur in zwei Längsreihen angeordneten Blätter reduziert werden, desto mehr weicht die Sproßachse von ihrem gewöhnlichen Habitus ab, und wenn sie dazu begrenztes Wachstum aufweist, so erreicht sie eine auffallende Ähnlichkeit mit einem Blatte. Die Bezeichnung „Phyllocladien“ würde wohl am besten auf solche blattähnliche Sproßachsen begrenzten Wachstums beschränkt, während man andere verbreiterte als „Cladodien“ bezeichnen könnte. Für beides seien einige Beispiele angeführt.

Gymnospermen [2]). Die Phyllocladus-Arten sind Bäume geringer Höhe oder Sträucher, welche in Neuseeland, Tasmanien usw. einheimisch sind. Sie besitzen zylindrische Hauptachsen mit spiralig gestellten Blättern, die klein

achse Laubblätter, auch hier dürfte es sich ursprünglich um Infloreszenzen handeln, die in den ersten Entwicklungsstadien der Pflanze, die Blütenbildung unterdrückend als Erstarkungssprosse auftreten. Derselbe Gesichtspunkt läßt sich auf die ersten über den Boden tretenden, noch blütenlose Sprosse von Polygonatum, Paris u. a. anwenden und gibt, wie mir scheint, manche weitere Ausblicke auf den Aufbau derartiger Pflanzen, bei denen sich, der oben entwickelten Anschauung nach, ein ähnlicher Prozeß vollzogen hat, wie bei der Flechtengattung Cladonia (vgl. p. 64), wo auch zunächst die Fruchtkörper auf Stielen emporgehoben wurden und dann ein Vegetativwerden derselben eintrat.

[1]) Vgl. Esenbeck, Beitr. zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus. Flora 107 (1914).

[2]) Betreffs Sciadopitys vgl. p. 125.

und schuppenartig sind, bald vertrocknen und abfallen. In deren Achseln entwickeln sich flache, blattartige, in ihrem Umrisse an Farnblätter erinnernde Zweige, die ihrerseits wieder verzweigt sind, aber in einer Ebene. Einzelne dieser Verzweigungen bilden sich zu Blüten aus. Es lassen die blattartigen Zweige eine Differenz im Baue der Ober- und Unterseite (wie die meisten Blätter) erkennen. Letztere besitzt weit mehr Spaltöffnungen als erstere, auch hat die Oberseite unter der Epidermis ein Palisadengewebe, welches der Unterseite fehlt.

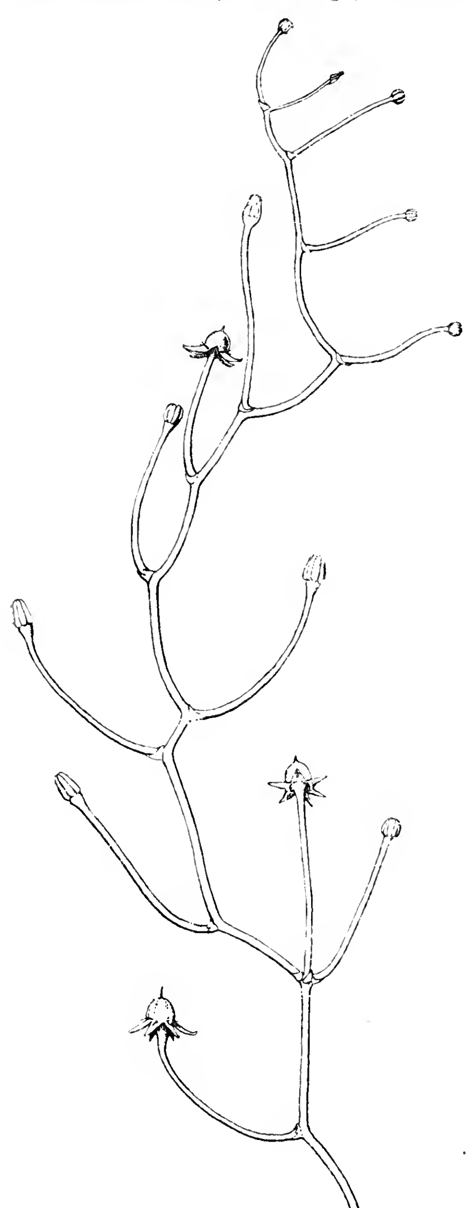


Fig. 1400. Zweig von Bowiaea volubilis. Die chlorophyllhaltigen Blütenstiele dienen als Assimilationsorgane, in der unteren Region der Pflanze (und an jüngeren Exemplaren) sind die Blüten verkümmert. (Nat. Gr.)

Ganz mit diesen Phyllocladien übereinstimmend im Habitus wie im Bau verhalten sich die, ebenfalls gefiederten Blättern ähnlichen Zweigsysteme von Thuja, bei welchen aber die Blätter noch vorhanden und dem Zweige angedrückt sind. Es ist indes die Phyllocladiennatur bei Phyllocladus noch nicht fixiert, denn die kräftigeren Flachtriebe können an ihrer Spitze wieder in radiäre, zylindrische Triebe übergehen, während diejenigen, bei welchen dies nicht der Fall ist, ohne Zweifel später vom Stamme abfallen, ebenso wie die Kurztriebe von Pinus und diejenigen Kurztriebe von Larix usw., welche nicht in Langtriebe übergehen.

Monokotylen. Als erstes Beispiel sei Bowiaea volubilis angeführt. Hier trägt die Sproßachse lange, schmale Laubblätter nur im Keimlingsstadium (d. h. bis die Zwiebel erstarkt ist). Später entwickelt sich aus der Zwiebel eine, bedeutende Länge (über 2 m lange sind an kultivierten Exemplaren nicht selten) erreichende windende Hauptachse, deren sparrig abstehende Seitenäste sie auch als „Spreizklimmer" erscheinen lassen. Die gestreckten Achsen, an denen solche begrenzten Wachstums entstehen, bilden nur schuppenförmige Niederblätter, die zylindrischen Sproßachsen selbst dienen als Assimilationsorgane. Im oberen Teile erscheinen Blüten, deren Stiele (vgl. 1400) genau dieselbe Gestalt haben wie die assimilierenden Kurztriebe. Mir scheint, daß der ganze von der Zwiebel entsandte Sproß

eigentlich aus einer Infloreszenz entstanden ist, deren Auszweigungen die Fähigkeit zur Blütenbildung teilweise eingebüßt haben, und daß in Verbindung mit der Ausbildung assimilierender Achsen die Laubblattbildung zurücktrat.

Ich führe diese Liliacee an, weil sie in etwas ursprünglicherer Weise mir dieselben Verhältnisse darzubieten scheint, die wir treffen in der Gattung Asparagus. Die Phyllocladien erscheinen hier in ziemlich verschiedener Gestalt. Bei Asparagus officinalis u. a. stellen sie nadelförmige, ganz blattlose Sproßachsen dar. Diese stehen büschelförmig (in Doppelwickeln) in den Achseln von Niederblättern. Bei Asp. Sprengeri sind die Phyllocladien [1]) abgeflacht und deutlich blattartig, übrigens auf beiden Seiten gleich gebaut. Bei Asp. (Myrsiphyllum) medeoloides ist die Blattähnlichkeit eine stark ausgeprägte, auch die anatomische Struktur (dorsiventraler Bau) und der Leitbündelverlauf stimmen mit dem der Blätter überein. Es ist die, zuerst wohl von KUNTH ausgesprochene Vermutung, daß die Phyllocladien von Asparagus eigentlich aus den Stielen verkümmerter Blüten hervorgegangen seien [2]), eine wahrscheinliche. Sie macht auch die Blattlosigkeit derselben einigermaßen verständlich. Ein solches Sterilwerden von Blütenstielen und Infloreszenzachsen kommt bei der Rankenbildung sehr häufig vor.

Ruscus [von welcher Gattung Semele [3]) und Danaë neuerdings meist abgetrennt werden] hat durch seine Phyllocladien (Fig. 393) vielfach Veranlassung zu Erörterungen gegeben. Bis in die neueste Zeit hat es nicht an Versuchen gefehlt, sie für Blätter zu erklären, namentlich auf Grund anatomischer Tatsachen. Die Gefäßbündel bilden nur am Grund des Phyllocladiums einen Zylinder, in der blattähnlichen Fläche breiten sie sich aus. Daß dies gegenüber den klar zutage tretenden morphologischen Tatsachen nicht ausschlaggebend sein kann, ist einleuchtend. Die Ruscus-Arten mit blattartig ausgebildeten Zweigen (R. aculeatus, hypoglossum, hypophyllum u. a.) besitzen einen unterirdischen Wurzelstock, aus dem alljährlich im Frühjahr spargelähnliche Sprosse über den Boden treten. Diese Sprosse besitzen zu unterst eine Anzahl scheidenförmiger, relativ ansehnlicher, an der Spitze gewöhnlich grün gefärbter Blätter [4]). Daß diese Blätter als rückgebildete Laubblätter zu betrachten sind, geht schon aus der Tatsache hervor, daß, wie p. 398 erwähnt wurde, Semele androgyna an der Keimpflanze große, wohl entwickelte Laubblätter besitzt, auch hat ASKENASY (a. a. O. p. 22) bei Danaë racemosa beobachtet, daß auf diese scheidenförmigen Niederblätter einige Blätter mit langem Stiele und eiförmiger, grüner Spreite folgten, die etwa wie Convallaria-Blätter aussehen: eine Erscheinung, welche wir wohl als Rückschlag auf die Blattform, welche Ruscus ursprünglich, vor dem Auftreten der Phyllocladienbildung besaß, betrachten dürfen. Gewöhnlich aber streckt sich der Stengel oberhalb der Scheidenblätter und bildet dann eine Anzahl kleiner, dünnhäutiger,

---

[1]) Abbildungen bei REINKE, Die Assimilationsorgane der Asparageen (Jahrb. für wissensch. Bot., 31. Bd., Heft 2), woselbst auch weitere Literatur angeführt ist. Es sei hier bemerkt, daß die Blütenstiele bei A Sprengeri nicht blattartig abgeflacht, sondern zylindrisch sind.

[2]) Vgl. KUNTH, Enum. plantarum, T. V., p. 105 (betreffs Asp. = Myrsiphyllum medeoloides): „folia squamaeformia, pedunculos 1—3 fertiles uniflores . . . . et unum sterilem, foliiformem, magis minusque inaequilaterum (cladodium) stipantia.

[3]) Hier entspringen die Blütenstände an den Rändern der Phyllocladien, bei Ruscus auf deren Flachseite, bei Danaë sind die Infloreszenzen von den Phyllocladien getrennt.

[4]) Vgl. SCHACHT, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora, 1853, p. 457 ff. ASKENASY, Botan. morpholog. Studien, Frankfurt 1872, p. 3 ff. ČELAKOVSKY, Über die Phyllocladien der Asparageen. Denkschriften der Böhm. Akademie 1893. REINKE a. a. O. DANEK, Neue Beiträge zur Deutung der Ruscus-Phyllocladien. Beih. z. Bot. Centralblatt XXXII, Heft 1 (1914).

bald abfallender Schuppen, in deren Achseln die blattähnlichen Zweige stehen [1]. Auch die Sproßspitze selbst bildet sich gewöhnlich blattartig aus. Diese sämtlichen Teile eines Ruscussprosses sind schon angelegt, wenn er sich im Frühjahr über den Boden erhebt. Auf diesen flachen Zweigen stehen auch gewöhnlich die Blüten, bzw. die wenigblütigen Infloreszenzen. Sie stehen in der Achsel eines Blattes, des einzigen, welches die flachen Zweige überhaupt besitzen. Es sproßt schon früh aus dem blattartigen Zweige hervor, der ähnlich wie andere Zweige angelegt wird. Dieses Stützblatt vertrocknet bei R. aculeatus u. a. meist früh, während es bei R. hypoglossum größer und lederartig ist und in seinem Bau mit dem flachen Zweige übereinstimmt, was erwähnt sein mag, weil diese Tatsache zu unrichtigen Deutungen Veranlassung gegeben hat. Die Phyllocladien von R. aculeatus stellen sich übrigens nicht so, daß sie eine Fläche nach oben, eine nach unten kehren, sondern sie machen eine Drehung von 90° und kehren dem Sprosse, an dem sie stehen, die scharfe Kante zu, also ähnlich wie die Phyllodien der neuholländischen Acacien. Doch dürfte dies nach Beleuchtungsverhältnissen wechseln.

Dikotylen. Phyllocladien, resp. Cladodien kommen hier in verschiedenen Familien vor, es muß genügen, einige wenige Beispiele anzuführen.

1. Papilionaceen. Von den vielgestaltigen Vegetationsorganen [2]) führe ich nur weniges an.

Carmichaelia. Diese hauptsächlich neuseeländische Gattung ist hervorzuheben, weil hier die Reduktion der Blätter und die damit verbundene Abflachung der Sproßachsen sich ohne weiteres als „Anpassungserscheinung" zu erkennen gibt. Einzelne Arten haben zylindrische, beblätterte Sproßachsen, so C. exsul, ebenso C. flagelliformis, bei der aber die Blätter an sonnigen Standorten verkümmern, während sie an schattigen entwickelt sind [3]). Die meisten Arten haben (von den ersten Jugendstadien abgesehen, vgl. p. 145) abgeflachte Sproßachsen, deren Blattentwicklung, wie es scheint, gleichfalls in hohem Maße von äußeren Bedingungen abhängig ist, namentlich die jungen Triebe tragen auch an kultivierten Exemplaren noch Laubblätter, während ältere meist nur ganz reduzierte Blätter hervorbringen. Ähnliche Verschiedenheiten finden sich bei der Gattung Bossiaea.

2. Rhamnaceen. Die Gattung Colletia ist dadurch von Interesse, daß bei C. spinosa die Sprosse zylindrisch (mit reduzierter Blattbildung) sind. C. cruciata u. a. besitzen dagegen in der Vertikalebene abgeflachte Kurztriebe, aber ihre Keimpflanzen stimmen ziemlich lange mit der Form überein, welche C. spinosa zeitlebens zeigt, auch treten an „älteren" Exemplaren Rückschlagssprosse auf das Jugendstadium auf [4]).

3. Phyllanthus (Euphorbiaceen). Auf das Verhalten einiger Phyllanthus-Arten wurde im allgemeinen Teile (p. 83) hingewiesen. Es waren das solche mit blattähnlichen, dorsiventralen Seitensprossen, die an ihrer Basis — ähnlich wie ein Blatt eine Achselknospe — eine Knospe tragen, aus der ein Langtrieb hervorgehen kann. Es ist wahrscheinlich, daß, wie Dingler (a. a. O.) vermutet, die Ausbildung dieser blattähnlichen Kurztriebe die Ursache der Verkümmerung der Laubblätter der Hauptsprosse zu Niederblättern war. An der Keimpflanze treten noch Laubblätter auf. Noch weiter geht

---

[1]) Bei R. aculeatus und Danaë stehen sie an den Seitenachsen, nur beim Keimling z. B. von R. aculeatus an der Hauptachse.

[2]) Abbildungen bei Reinke, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen, I—VII. Jahrb. für wiss. Bot., 30. Bd., daselbst auch weitere Literatur.

[3]) Vgl. L. Cockayne, An inquiry into the seedling forms etc. Transactions N. Z. Institute, Vol. XXXI.

[4]) Abbildung Pflanzenbiol. Schilderungen I, p. 17.

die Umbildung der Sprosse bei der als „Xylophylla“ bezeichneten Sektion der Gattung, wo die Sproßachsen zu blattähnlichen [1]) Phyllocladien ausgebildet sind, die nur an der Keimpflanze noch Laubblätter, später nur kleine Schuppenblätter tragen. Diese Phyllocladien werden noch normal zylindrisch angelegt, verbreitern sich dann aber flächenförmig. — Andere Beispiele, wie die Polygonee Mühlenbeckia platyclados, die Umbellifere Siebera compressa, sollen nicht eingehender besprochen werden. Dagegen sei hier noch kurz erwähnt

4. die Kakteenform. Darunter verstehen wir assimilierende Sproßachsen mit fleischigem, zugleich als Wasserspeicher dienendem Gewebe. Wasserspeicherung kommt auch bei anderen assimilierenden Sproßachsen (unter den Papilionaceen bei Carmichaelia crassicaulis, Notospartium u. a., bei Kleinia und anderen Compositen, Geraniaceen usw.) vor, aber die Kakteenform, welche sich bei den Kakteen, den succulenten Euphorbien und Stapelien wiederholt, ist doch eine besonders charakteristische. Was die Sproßbildung der Kakteen anbelangt, so sei auf die oben (p. 1449) gegebene kurze Darstellung und auf die ausführliche in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“, sowie auf die oben angeführte Arbeit von Ganong verwiesen.

§ 6. Umgebildete photophile Sprosse.

Als umgebildete Sprosse werden alle die zu betrachten sein, welche die Assimilationsarbeit ganz oder doch der Hauptsache nach mit anderen Funktionen vertauscht haben.

Die Umbildung von Sprossen zu Dornen, wie sie bei Prunus-Arten, Rhamnus cathartica. Ononis spinosa u. a. vorkommt, stimmt mit den oben erwähnten Sprossen, deren Achse als Assimilationsorgan dient, insofern überein, als auch die Dornensprosse ihre Blätter verkümmern lassen. Ohnehin fehlt es nicht an Mittelstufen zwischen solchen Sprossen, welche die Funktion der Laubblätter übernehmen, und solchen, die sich zu Dornen ausbilden: bei manchen ist dies gleichzeitig der Fall. So enden die blattartigen Sprosse von Ruscus aculeatus in einen Dorn, und dasselbe ist bei den sonderbaren flachen Sprossen von Colletia cruciata der Fall. Es fehlt auch hier nicht an Übergangsformen von normalen Laubsprossen zu Dornen. Diese finden sich z. B. bei den Pomaceen und Amygdaleen [2]). Die Dornzweige von Crataegus oxyacantha z. B. bilden, ehe sie ihr Wachstum durch Verdornung ihrer Spitze abschließen, zuerst einige rudimentäre Laubblätter, die aber bald abfallen, und besitzen an ihrer Basis ein paar Knospen, die im nächsten Jahre zu Kurztrieben auswachsen. Auch andere Zweige (Areschoug's „falsche Kurzzweige“) verdornen, nachdem sie einige Laubblätter produziert haben, deren Achselknospen im nächsten Jahre auswachsen. Schneidet man den Sproß, an dem ein normal zum Dorne werdender Crataegustrieb als Seitenzweig steht, rechtzeitig ab, so kann man dadurch den letzteren nötigen, sich zum Laubtriebe statt zum Dorne auszubilden, und dasselbe zeigt sich in der Kultur bei Pyrus Malus und anderen Pomaceen. Wie an den Phyllocladien, wird also auch an den zu Dornen umgewandelten Sprossen die Laubblattbildung rudi-

---

[1]) Dingler vermutet, daß das „phanerogame Blatt“ auf dieselbe Weise entstanden sei, d. h. einen Flachsproß darstelle. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß 1. die Entwicklung der Phyllocladien bei Phyllanthus selbst auf eine Entstehung aus beblätterten Sprossen deutlich hinweist; 2. wir bei den Lebermoosen gesehen haben, daß „das Blatt“ in verschiedenen Reihen und von verschiedenen Ausgangspunkten sich entwickelt hat.

[2]) Vgl. z. B. Delbrouck, Die Pflanzenstacheln, in Hanstein, Bot. Abhandl. II, p. 17. Areschoug, Beiträge zur Biologie der Holzgewächse, Lund 1871. Lund Universitets Arsskrift, T. 12.

mentär, bei manchen zu Dornen umgewandelten Sprossen fehlt sogar die Blattbildung vollständig, ähnlich wie bei den nadelförmigen Zweigen von Asparagus.

Auf die Sprosse, welche als Speicherorgane dienen, braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Die meisten dieser Speichersprosse (zu denen auch die oben erwähnte Kakteenform gehört) gehen überdies aus geophilen Sprossen hervor. Doch zeigt schon das erwähnte Beispiel der Kakteenform, daß auch oberirdische (Licht-)Sprosse derselben Funktion dienstbar gemacht werden, und viele andere Pflanzen bilden oberirdische Knöllchen resp. Zwiebeln. In eigentümlicher Weise geschieht dies z. B. bei Vitis pterophora, bei der gegen das Ende der Vegetationsperiode hin die Sproßspitzen verkümmern und ein oder zwei Internodien darunter anschwellen, samt der (resp. den) daraufsitzenden Knospen abfallen und nach der Ruheperiode (es handelt sich offenbar hauptsächlich um Überstehen von Trockenzeiten) wieder austreiben [1]).

Schlingpflanzen. In der europäischen Flora sind Schlingpflanzen nur verhältnismäßig spärlich vertreten. Bedingt sind sie nach des Verf. Ansicht [2]) dadurch, daß der auch sonst weit verbreitete asymmetrischer Sproßbau bei der starken Streckung der Internodien besonders in die Erscheinung tritt, was die kreisende Nutation und andere Wachstumserscheinungen bedingt. Ihre physiologischen Eigenschaften harren noch immer der vollständigen Aufklärung. Die Gestaltungsverhältnisse bieten wenig Auffallendes. Daß die langen, zunächst dünnen Internodien abgesehen vom Keimlingsstadium einer Stütze bedürfen, braucht ja nicht besonders betont zu werden, ebensowenig die Tatsache, daß Schlingpflanzen nur um annähernd vertikale Stützen sich winden können. Bei tropischen Kletterpflanzen finden wir vielfach Sprosse entwickelt, die ich als „Sucher" bezeichnen möchte. Sie sind dazu bestimmt, in raschem Wachstum sich verlängernd, eine Stütze zu suchen. Sie sind befähigt, eine Zeitlang ohne Stütze vertikal zu wachsen, wobei sie mit ihrer Spitze unaufhörlich große Kreise beschreiben. Sie werden um so beträchtlichere Länge erreichen können, je mehr das Gewicht der Blätter verringert ist [3]). Das kann auf verschiedene Weise geschehen. Es findet eine Hemmung in der Blattentwicklung statt, die entweder eine zeitweilige oder eine dauernde sein kann (Fig. 391). Die „Sucher" entstehen meist, wenn die Pflanze hinreichend erstarkt ist und sich unter günstigen Lebensbedingungen befindet.

a) Zeitweilige Hemmung. Hier kommen in Betracht die oben erwähnten Pflanzen, deren Blätter „Vorläuferspitzen" bilden (p. 1395). In anderen Fällen sind die Nebenblätter ausgebildet, während die Blattanlage selbst noch unentwickelt ist (z. B. Büttneria pilosa, Papilionaceen u. a.). Von besonderem Interesse ist, daß vielfach eine Weiterentwicklung der Blätter nur stattfindet, wenn die „Sucher" eine Stütze erreicht haben (z. B. Banisteria aurea, Beaumontia grandiflora), was so weit gehen kann, daß die stützenlos gebliebenen Sucher die jungen Blätter abwerfen (Combretum, viele Apocyneen, Derris elliptica u. a.). Ja, es stirbt dann schließlich der ganze Sproß ab. Es liegt hier eine eigenartige Reizerscheinung vor,

[1]) Abbildung bei Lynch, On branch tubers and tendrils of Vitis gongylodes. Linn. Soc. Journ. Bot, Vol XVII.

[2]) Vgl. Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920, p. 218.

[3]) Vgl. Raciborski, Über die Vorläuferspitze. Flora, 1900. 87. Bd., p. 1 ff. Treub, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg III, 1883, p. 44; Observations sur les pl. gr. du jard. de Buitenzorg, ibid. p. 160.

deren Nutzen für die Pflanze einleuchtet — sie spart die Baustoffe für die Entwicklung der Blätter und Sprosse auf für diejenigen Sprosse, die sie am besten verwenden — deren Zustandekommen im einzelnen aber noch nicht aufgeklärt ist. Um „Kontaktreize" handelt es sich wohl nicht. Es sei daran erinnert, daß schon SACHS[1]) darauf hingewiesen hat, daß bei europäischen Schlingpflanzen „kräftige Sprosse, wenn sie über die Stütze hinauswachsen oder überhaupt keine finden, erkrankten und verkümmerten: es ist leicht wahrzunehmen, daß ein längere Zeit ohne Stütze gewachsener Sproß nach wenigen Tagen gewissermaßen neu auflebt und viel kräftiger fortwächst, wenn man ihm Gelegenheit gibt, eine Stütze zu umwinden". Diese „Reizbarkeit" [2]) — die Abhängigkeit des Gedeihens von der Erreichung einer Stütze — ist also bei den Suchern nur in besonders hohem Maße ausgebildet. Die ihre Blätter abwerfenden Sucher bilden in gewissem Sinne auch einen Übergang zu denjenigen, welche eine

b) dauernde Hemmung der Blattentwicklung zeigen. Hier ist eine Arbeitsteilung eingetreten. Die einen Sprosse, welche als Sucher (und später zur Befestigung) dienen, haben nur Niederblätter, die Laubblätter sind auf nicht kletternde Kurztriebe beschränkt (z. B. Gnetum funiculare, Melodorum bancanum, Myxoporum nervosum u. a.). Dasselbe tritt auch bei den Rankenpflanzen auf, bei welchen die Ranken auf den Kurztrieben stehen. Die Arbeitsteilung zwischen Lang- und Kurztrieben kann aber eine verschiedene scharfe sein[3]). Bei manchen Malpighiaceen (Hiptage obtusifolia u. a.) tragen z. B. die Langtriebe an ihrer Basis noch Laubblätter, weiter oben Niederblätter, die beblätterten Kurztriebe aber können zu Langtrieben auswachsen, und die letzteren, wenn sie keine Stütze erreicht haben, an der Spitze wieder zur Laubblattbildung übergehen. Sie erfahren also eine Hemmung, die weniger stark ist als die für die Sucher anderer Pflanzen oben erwähnte[4]).

Bei anderen Pflanzen ist dagegen jede Knospe schon durch ihre Stellung unabänderlich zum Lang- oder Kurztrieb bestimmt, es findet also (auch bei Entfernung der Langtriebe) keine Umbildung der Kurztriebe statt (Beispiele dafür bei MASSART a. a. O.).

Umbildung der Sprosse zu Kletterorganen[5]). Kaum von einer Umbildung kann man bei den „Spreizklimmern", welche durch spreizende Zweige sich an anderen Pflanzen festhalten, sprechen. Hier kommen vor allem die Sproßranken in Betracht. Wie bei manchen Pflanzen in ihrer Gestaltung unveränderte, aber für Kontaktreize empfindliche Blätter als Ranken funktionieren, so finden wir auch bei manchen „Zweigkletterern", welche FR. MÜLLER zuerst näher kennen gelehrt hat, gewöhnliche Zweige als Kletterorgane tätig.

Als Beispiel sei Securidaca Sellowiana (Fig. 1401), eine brasilianische Polygalee, erwähnt. Diese besitzt nicht reizbare, mit gestreckten Internodien versehene Langtriebe und an diesen beblätterte Seitenzweige, die

[1]) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., p. 711.

[2]) Man könnte auch an eine Behinderung der Assimilation durch ungünstige Lage zum Licht denken. Indes dürfte das zur Erklärung kaum ausreichen.

[3]) Vgl. J. MASSART, Sur la morphologie du bourgeon. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XIII, Nr. 1.

[4]) Vgl. auch RACIBORSKI, a. a. O. p. 36.

[5]) Vgl. das über die Blattranken und die Wurzeln der Wurzelkletterer Gesagte. Eine zusammenfassende Darstellung der Kletterpflanzen hat H. SCHENCK gegeben. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, in Botan. Mitt. aus den Tropen, herausgeg. von SCHIMPER, Heft IV und V, daselbst die ältere Literatur.

ebenso wie die Zweige höherer Ordnung für Reibung reizbar sind (vgl. Fig. 1401).

Bei anderen Pflanzen finden wir an den als Ranken dienenden Sprossen eine Reduktion der Blätter auftreten, die bei Salacia z. B. bei den verschiedenen Arten in verschiedenen Abstufungen erfolgt. Das Ende der Rückbildung sind Zweigranken, welche ihre Blätter auf frühen Entwicklungsstadien verkümmern lassen und so im ausgebildeten Zustand blattlos erscheinen, so z. B. bei Acacia lacerans, velutina a. a.

Die Hakenkletterer besitzen als Kletterorgane Haken, die nach dem Erfassen der Stütze eine Verdickung erfahren. Sie sind ganz oder größtenteils aus Infloreszenzstielen hervorgegangen[1]), deren Blüten unterdrückt sind, wie denn gerade Infloreszenzen sehr häufig sich zu Kletterorganen ausbilden. Bei Utricularia reticulata z. B., deren vegetative Sproßachsen im Boden stecken, windet die langgestreckte Infloreszenzachse.

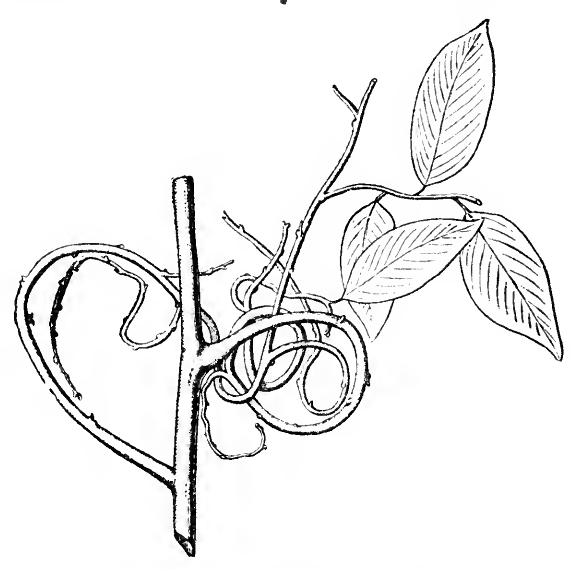


Fig. 1401. Securidaca Sellowiana Klotzsch. Sproß mit rankenden Seitenzweigen. 2/3 nat. Gr. Nach H. Schenck.

Wenn wir uns denken, daß bei Infloreszenzen eine Reizbarkeit der Achsen (oder eines Teiles derselben) eintrat, daß eine Arbeitsteilung in reizbare und nicht reizbare als Kletterorgane dienende (unter Verkümmerung der Blüten) erfolgte, letztere dann schon in einem frühen Entwicklungsstadium der Pflanze auftraten, so gewinnen wir ein Bild dafür, wie die Umbildung solcher Infloreszenzen zu Ranken und Haken vor sich gegangen sein kann. Damit steht auch in Übereinstimmung die p. 321 erwähnte Tatsache, daß die Umbildung der Infloreszenzen zu Ranken sich in der Einzelentwicklung noch mehr oder weniger weit verfolgen läßt. Wir sahen, daß die Ranken der Passifloracee Adenia lobata noch Blütenanlagen besitzen, die von Passiflora Raddiana aber keinerlei Blattanlagen mehr aufweisen. Ebenso sei wieder auf solche Verschiedenheiten im Entwicklungsgang einer und derselben Pflanze hingewiesen.

Wir können also mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß alle aus Sprossen hervorgegangenen Kletterorgane, Haken, Ranken usw. von Blütenständen sich ableiten. Die häufigste Form der Sproßranken ist die der Fadenranken (z. B. bei Vitis, Passiflora, wie sie auch aus Umbildung von Blättern vielfach hervorgehen).

Fig. 1402 gibt ein Beispiel für „Uhrfederranken". Diese sind hakenförmig eingekrümmt und stellen so eine Mittelbildung zwischen Haken und

[1]) Ob bei den Olacaceen, wie Schenck annimmt, die Zweigdornen reizbar geworden sind, scheint mir zweifelhaft.

Ranken dar. Sie werden infolge des Reibungsreizes, wenn sie eine Stütze gefaßt haben, dicker und härter.

Es sei noch daran erinnert, daß eine scharfe Abgrenzung zwischen Blattranken und Sproßranken nicht immer möglich ist, weil es Ranken gibt, an deren Aufbau sich sowohl Blattorgane als die Sproßachse beteiligen. Als solche „zusammengesetzten" Ranken wurden die von Antigonum leptopus und die vieler Cucurbitaceen bezeichnet (p. 1414 ff).

Wenn wir innerhalb Einer Gattung (z. B. Cissus) teils rankentragende, teils rankenlose Formen finden, so kann das auf verschiedene Weise zustande gekommen sein: entweder die einen Formen sind zur Rankenbildung gelangt, die anderen nicht, oder es waren alle im Besitze von Ranken und einzelne haben diese wieder eingebüßt. Wahrscheinlich ist beides vorgekommen. Doch liegen mir keine Tatsachen vor, welche den Verlust der Rankenbildung zweifellos erkennen ließen.

Wie bei den Blattranken außer der Reizbarkeit der Ranken vielfach auch krallenförmige Haken zum Erfassen von Stützen verwendet werden (vgl. z. B. Cobaea p. 1412), so auch bei den Sproßranken. Deren Haken und Krallen können entweder aus Blättern (Antigonum leptopus) oder aus Sprossen hervorgegangen sein. Als Beispiel für den letzteren Fall seien die merkwürdigen Ranken von Landolphia angeführt. Sie erreichen eine beträchtliche Länge (über 20 cm) und sind in ihrem oberen Teile mit hakenförmigen Greiforganen versehen. Ich fand an diesen noch Blatt- und Seitensproßanlagen angedeutet. Die Ranken selbst sind, trotzdem sie (an den untersuchten Pflanzen) weniger als 1 mm Durchmesser besaßen, so zäh, daß ich sie nicht durchreißen konnte, was auf die große Menge enger Sklerenchymfasern in ihrem Rindengewebe zurückzuführen sein dürfte. Daß sie aus Infloreszenzen hervorgegangen sind, ist sicher.

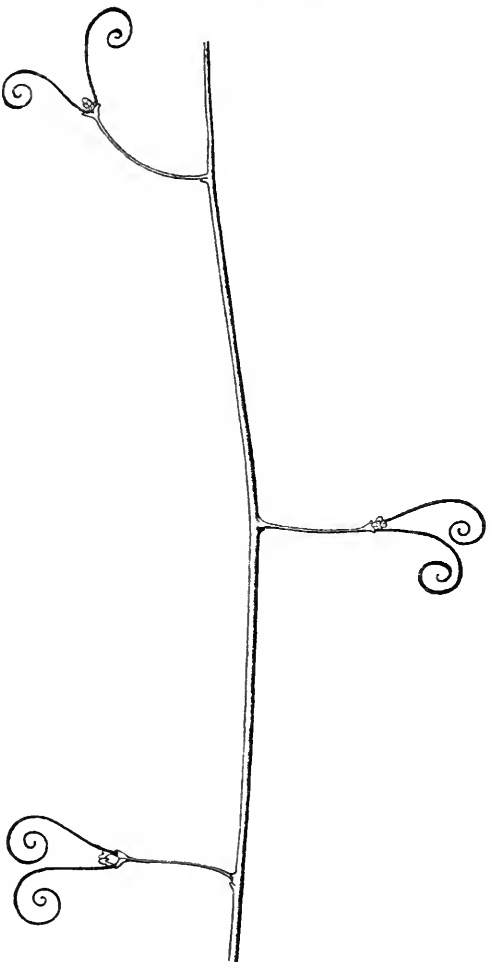


Fig. 1402. Zweig von Bauhinia sp. (Blumenau) mit Uhrfederranken. $^2/_3$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

Zu den Einrichtungen, welche ein festes Anhaften ermöglichen, können wir auch die K r u s t e n sprosse rechnen, bei denen die stark abgeflachte, krustenförmig gewordene Sproßachse dem Substrat anhaftet, ebenso wie dies von den Krustenwurzeln geschildert wurde.

Indes kennen wir dafür[1]) bis jetzt nur Ein Beispiel: die Sproßachsen der Podostemacee Lawia (Terniola) sind ungemein stark abgeflacht, die sämtlichen Blätter auf die Oberseite verschoben. Es liegt nahe, anzunehmen, daß es sich dabei um eine Lichtwirkung handelt. Abgesehen von der dadurch herbeigeführten Anhaftung der wurzellosen Pflanze wird diese auch in seichten Bächen lange vom Wasser berieselt bleiben.

Eine Annäherung an die Krustenbildung zeigen die stark abgeflachten Knollen einiger epiphytischen Orchideen (z. B. Oncidium Limminghii[2]), einige Eria-Arten u. a.). Diese liegen aber dem Substrat nicht fest an, sondern decken nur die Wurzeln, auch bei der Kohlenstoffassimilation wirken sie mit.

§ 7. Plagiotrope Sprosse.

Auf die allgemeinen Beziehungen zwischen orthotropen und plagiotropen Sprossen wurde im allgemeinen Teile hingewiesen. Es wurde dort auch hervorgehoben, daß ein und derselbe Sproß in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung seine Richtung (von der orthotropen zur plagiotropen und umgekehrt) wechseln kann, und daß bei manchen auch äußere Faktoren — namentlich die Lichtintensität — über orthotropen und plagiotropen Wuchs entscheiden. Auf die Verhältnisse, wie sie bei Holzgewächsen mit orthotroper Hauptachse und plagiotropen Seitenachsen sich finden, wurde bei Besprechung der Symmetrieverhältnisse, der Korrelationen und der Anisophyllie eingegangen, die plagiotropen Sprosse der Wurzelkletterer fanden p. 389 Erwähnung.

Es genügt deshalb, hier einerseits auf den Gesamthabitus holziger Pflanzen, andererseits auf einige besondere Ausbildungsformen plagiotroper Sprosse bei krautigen Pflanzen hinzuweisen.

Bei den Holzpflanzen treten zwei Typen besonders deutlich hervor, die man als den monokormischen und den polykormischen bezeichnet hat. Bei den ersteren ist ein orthotroper Hauptsproß vorhanden, der die gesamte Wuchsform beherrscht und die übrigen zum plagiotropen Wuchs nötigt. Bei den letzteren dagegen sind mehrere aufrechte „Hauptsprosse" vorhanden.

Bekannte Beispiele für erstere sind Abies, Picea u. a., für letztere Thuya occidentalis, Acer dasycarpum u. a. Es ist aber daran zu erinnern

1. daß der Grad der Plagiotropie ein verschiedener ist — sehr viele monokormische Holzpflanzen bilden „Mutationen" mit pyramidalem Wuchs, d. h. steil aufgerichteten Seitensprossen,

2. daß bei monokormischen Holzpflanzen die die Plagiotropie bestimmende Einwirkung auf die Seitensprosse nur bei den normal entwickelten Seitensprossen hervortritt.

Die nach Zurückschneiden, nach starker Düngung usw. meist aus Ruheknospen ausgetriebenen „Wasserreiser" wachsen ebenso wie am Rand von Wunden entstandene Adventivsprosse orthotrop, vorausgesetzt natürlich, daß der betreffende Baum im späteren Lebensalter noch typisch orthotrop-radiäre Sprosse ausbildet, was z. B. bei Fagus, Ulmus, Tilia nicht der Fall ist.

Bei vielen krautigen perennierenden Pflanzen finden wir die blüten-

[1]) Wenn man nicht etwa die „Krustenknollen" von Dioscorea sinuata hierher rechnen will. Vgl. p. 114.

[2]) Abbildung Pflanzenbiol. Schilderungen I.

tragenden Sprosse orthotrop, die vegetativen plagiotrop; sie entfernen sich meist von dem blühenden orthotropen Sproß durch Streckung eines oder aller Internodien und dienen so zugleich der vegetativen Verbreitung. Dabei kann sich der plagiotrope Wuchs verschieden äußern. Die einen Sprosse sind zunächst orthotrop, biegen sich dann über, werden plagiotrop (kriechend), bewurzeln sich, wenn sie den Boden erreichen und erheben sich dann im nächsten Jahre (unter günstigen Umständen) wieder als orthotrope Sprosse. So z. B. Galeobdolon luteum. Andere sind von An-

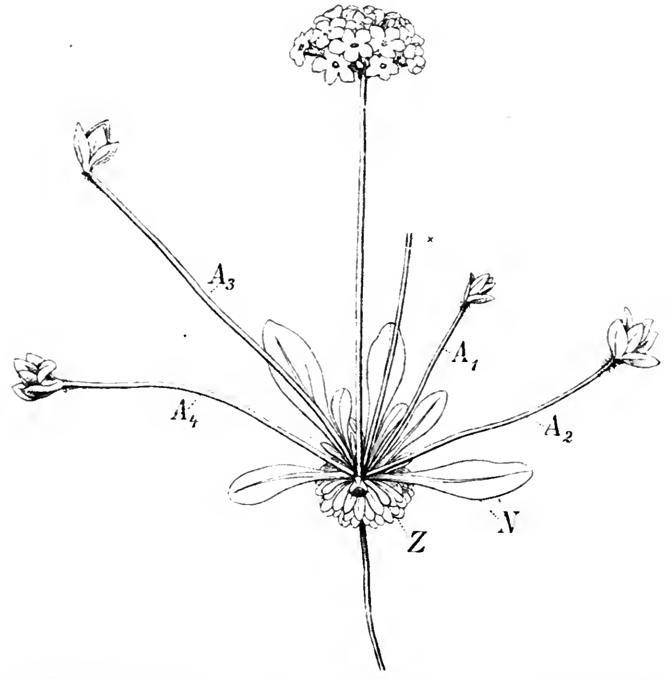


Fig. 1403. Androsace sarmentosa. ½ nat. Gr. Z die Speicherblätter, N die Laubblätter. A_1—A_4 Ausläufer. Die blühende Pflanze ist auch aus einem Ausläufer, von dem unten noch ein Stück zu sehen ist, entstanden.

fang an schief gerichtet (Ajuga reptans, Glechoma hederacea) oder kriechend (Potentilla anserina u. a.). Bei dieser letzteren und P. reptans, sowie Duchesnea (Fragaria) indica sind die „Ausläufer", wie Irmisch [1]) nachgewiesen hat, eigentlich die (lateralen) Blütenstengel, die mit einer Blüte abschließen. In der Achsel des untersten Vorblattes der Blüte entspringt ein neuer, sich bald bewurzelnder Laubsproß, der wieder laterale Blüten hervorbringt usw. Auch bei Fragaria finden sich Übergänge zwischen Infloreszenzen und Ausläufern. Wir werden solche auch sonst erwarten können, namentlich bei Pflanzen, deren vegetative Sprosse „gestauchte" (kurz bleibende) Internodien besitzen. In ihren Infloreszenzen besitzen sie Sprosse, welche durch die Verlängerung eines oder mehrerer Internodien über die Laubrosette emporgehoben sind. Wird an diesen Infloreszenzen die Blütenbildung unterdrückt oder in einen späteren Zeitpunkt verlegt, so können daraus ohne weiteres „Ausläufer" hervorgehen.

[1]) Bot. Zeit., 1850, p. 292, vgl. auch die Arbeit von Maige, Recherches biologiques sur les plantes rampantes. Ann. d. sc. nat. Sér. VIII, T. XI, p. 249 ff.

Ein solches Vegetativwerden von Infloreszenzen ist oben (z. B. bei Kletterpflanzen p. 1414) mehrfach angenommen worden. Es findet sich auch bei einigen Wasser- und Sumpfpflanzen, die in den Infloreszenzen vegetative Knospen bilden, welche dadurch an resp. über den Wasserspiegel gelangen (vgl das S. II geschilderte Verhalten von Alisma natáns, Limnamenthemum Humboldti u. a.). Wir können uns also z. B. denken, die in Fig. 1403 abgebildete Androsace sarmentosa sei ursprünglich eine einjährige Pflanze gewesen, die außer der terminalen Infloreszenz auch noch (später auftretende) axilläre besaß. In diesen letzteren aber wurde die Blütenbildung bis zur nächsten Vegetationsperiode verschoben, sie entwickeln statt der Blütendolde zunächst eine vegetative Blattrosette und stellen so die mit *A* bezeichneten, im nächsten Jahre zur Blüte gelangenden Sprosse dar. Das ist zunächst nur eine, willkürlich gemachte, Annahme. Bei den unten zu erwähnenden Labiaten aber haben wir allen Grund zu der Annahme, daß die plagiotropen Sprosse eigentlich aus orthotropen hervorgegangen sind, die eine Hemmung der Blütenbildung erfahren haben.

Die plagiotropen Sprosse dienen in diesen Fällen namentlich auch als vegetative Vermehrungsorgane, als „Wandersprosse" (Fig. 1403), welche für die Ausbreitung der Pflanze und die Ausnützung neuer Standorte von Bedeutung sind.

Andere Pflanzen zeigen bei der Gesamtheit des Sproßsystems einen plagiotropen Wuchs, sie sind dem Boden angeschmiegt und haben vielfach dorsiventralen Charakter angenommen. So die früher (p. 265) wegen ihrer Blattbildung erwähnte Anthyllis tetraphylla. Die Richtung wird hier vor allem durch das Licht bedingt. Schon bei geringer Schwächung der Lichtintensität richten sich die Sprosse, wie mir Kulturexemplare zeigten, auf. Es dürfte der plagiotrope Wuchs für derartige bei starker Beleuchtung plagiotrop wachsende Pflanzen namentlich dadurch von Bedeutung sein, daß er die Wasserdunstung vermindert, die Wasserzufuhr erleichtert, ähnlich wie wir dies früher für den plagiotropen Wuchs von Lebermoosen hervorgehoben haben. Indes kann auf diese Beziehungen sowie auf die Faktoren, welche z. B. bei Alpen- und Polarpflanzen den plagiotropen Wuchs bedingen, nicht näher eingegangen werden. Es sei nur an einem Beispiel, dem der Labiaten, kurz auf die Beziehungen zwischen der Bildung plagiotroper mit gestreckten Internodien versehener Sprosse und den Lebensbedingungen hingewiesen.

Hierbei zeigt sich, so weit ich sehen kann, daß derartige plagiotrope Sprosse im allgemeinen nicht auftreten bei den Arten, welche an trockenen, sonnigen Standorten wachsen[1]). Sie bilden ein verholztes Gerüst orthotroper Sprosse. Man vergleiche z. B. Thymus vulgaris, einen kleinen, an trockenen, sonnigen Standorten wachsenden Strauch Südeuropas mit lauter aufstrebenden Achsen mit Th. Serpyllum, das zwar auch auf verhältnismäßig stark besonnten trockenen Wiesen, aber doch zwischen anderen Pflanzen wächst, welche die Triebe beschatten. Die vegetativen Sprosse sind hier plagiotrop,

[1]) Bei anderen Pflanzen ist dies bekanntlich anders, so (abgesehen von den oben erwähnten) bei manchen kriechenden Meeresstrandpflanzen (z B. Ipomoea pes caprae) u. a. Es wäre näher zu untersuchen, wie hier der plagiotrope Wuchs zustande kam, er kann von verschiedenen Ausgangspunkten und in Beziehung zu verschiedenen äußeren Reizen zustande gekommen sein. Wir sahen z. B. früher, daß die rindenbewohnenden plagiotropen Lebermoose gar nicht geotropisch sind, und daß der plagiotrope Wuchs namentlich für die Wasserversorgung in Betracht kommt (p. 236). Bei Gebirgs- und Polarpflanzen spielen Temperaturverhältnisse jedenfalls eine Rolle. Im obigen kam es mir auf ein spezielles Beispiel von Pflanzen mit radiären Blütensprossen und plagiotropen Ausläufern an, aber es soll damit keineswegs ein allgemein für alle plagiotropen Sprosse giltiges Schema aufgestellt werden.

selbstverständlich kommt auch die kürzere Vegetationszeit in Betracht, welche der Ausbildung eines holzigen Sproßgerüstes weniger günstig ist und Empfindlichkeit gegen Kälte.

Auch Lavandula, Rosmarinus u. a. an sonnigen, trockenen Standorten wachsende Formen haben keine ausgesprochen plagiotropen Sprosse. Wohl aber finden wir (im allgemeinen) solche um so mehr entwickelt, je mehr die Pflanze an feuchteren und schattigeren Standorten wächst, also auf Wiesen, in Hecken. Hier würde die Ausbildung vegetativer orthotroper Sprosse, die höher an das Licht emporgehoben werden, einen beträchtlichen Materialaufwand erforden. Die Ausnützung des geminderten Lichtes kann durch plagiotrope Sprosse erfolgen, denen der feuchte Boden zugleich Gelegenheit zur Bewurzelung bietet. So findet dann, ähnlich wie dies von anderen Pflanzen hervorgehoben wurde, eine Umbildung der (bei einjährigen Labiaten allein vorhandenen) orthotropen Sprosse in plagiotrope statt, die an einigen Beispielen erläutert werden soll.

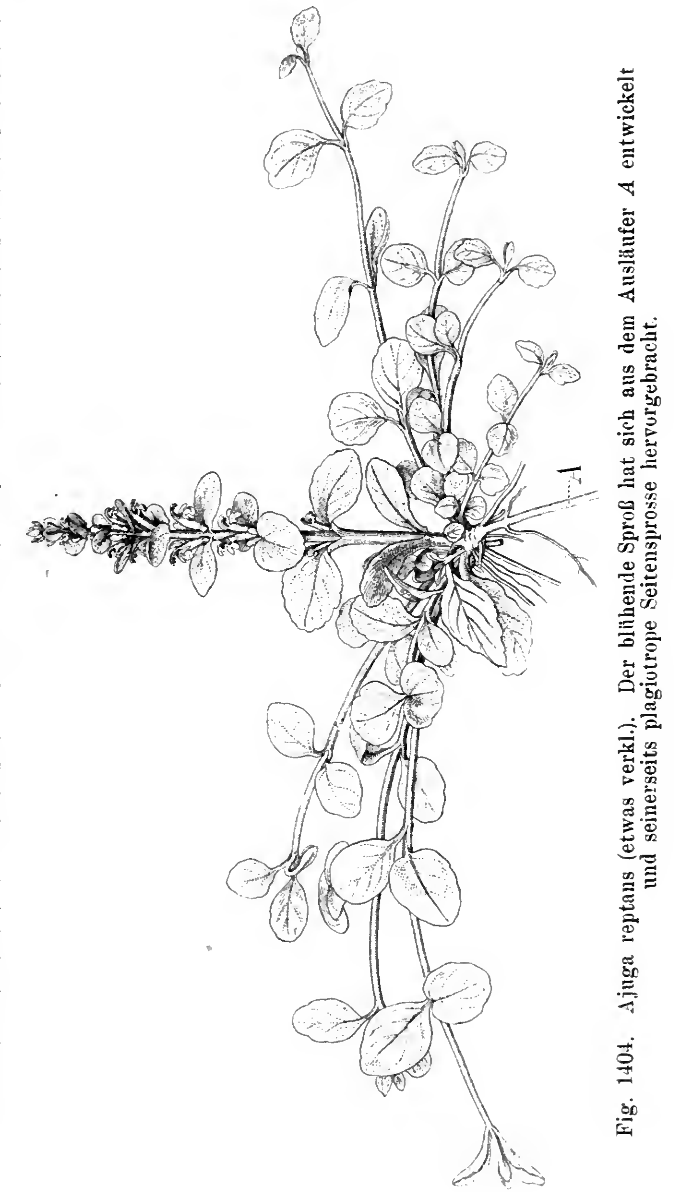


Fig. 1404. Ajuga reptans (etwas verkl.). Der blühende Sproß hat sich aus dem Ausläufer *A* entwickelt und seinerseits plagiotrope Seitensprosse hervorgebracht.

1. Ajuga reptans[1]) (Fig. 1404). Der Keimsproß ist orthotrop, er bildet im ersten Jahre eine Rosette dekussierter Laubblätter und treibt (meist im zweiten Jahre) die terminale Infloreszenz. Die Seitenknospen werden zu plagiotropen Ausläufern (mit gestreckten

[1]) Vgl. auch Irmisch, Beitr. zur vergl. Morph. der Pflanzen II, Labiaten, Halle 1856, p. 29.

Internodien). Sie bewurzeln sich später und bilden an ihrer Spitze eine neue Blattrosette (mit gestauchten Internodien), die bei im Sonnenlicht wachsenden Pflanzen schon im ersten Jahre zur Blütenbildung übergehen kann, gewöhnlich aber erst im zweiten dazu gelangt. Orthotrope Sprosse, die nur wenig Blüten hervorbringen (solche entstehen gelegentlich als Seitensprosse) können nach der Blütezeit zu plagiotropen Ausläufern werden, die letzteren sind wohl auch aus orthotropen blühenden Sprossen hervorgegangen.

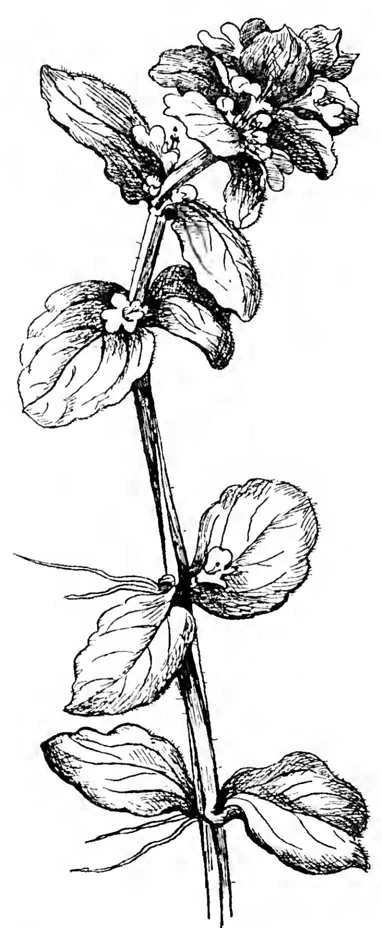


Fig. 1405. (Nach KLEBS.) Ajuga reptans. Ausläufer, welcher (hell und trocken kultiviert) oben (ohne Bildung einer Blattrosette) in einen blühenden Trieb übergeht.

Schon diese in der 1. Aufl. angeführten Tatsachen zeigen, daß der Entwicklungsgang von Ajuga kein ein für allemal festgelegter ist. Noch deutlicher geht das hervor aus den schönen Untersuchungen von KLEBS [1]). Diese zeigen, daß der gewöhnliche Entwicklungsgang von Ajuga, wie er sich in der Aufeinanderfolge von Ausläufer, Rosette, Blütenstand ausspricht, eben der ist, welcher den gewöhnlichen Bedingungen in der freien Natur entspricht. Eine andere Kombination dieser Bedingungen veranlaßt auch einen anderen Entwicklungsgang. Man kann z. B. Ausläufer unbegrenzt als solche weiter wachsen lassen, oder zu Blütenbildung bringen (Fig. 1405), man kann einen Blütensproß nötigen an seiner Spitze als Ausläufer weiter zu wachsen oder eine Rosette zu bilden usw. Die früher gezogenen morphologischen Schlüsse finden darin eine wertvolle Stütze.

2. Glechoma hederacea. Hier haben wir einen Fall, der wegen des Vergleichs mit dem früher besprochenen von Hedera Helix u. a. von Interesse ist. Wir sahen dort, daß die Jugendform sich dem plagiotropen Wuchse angepaßt hat, und die Bildung orthotroper Sprosse erst später eintritt, daß dies Verhalten aber offenbar ein abgeleitetes ist. Bei Gl. hederacea sind Jugendform und Folgeform zwar der Gestaltung nach nicht sehr verschieden, zeigen aber einen verschiedenen Wuchs. Die Achse des Keimsprosses wird sofort plagiotrop und bewurzelt sich aus den Stengelgliedern. Sie erreicht eine Länge von 30 cm und darüber. Im nächsten Jahre bildet sie unter günstigen Bedingungen (von den Verzweigungen sehen wir hier ab) einen orthotropen blühenden Sproß, an dessen Basis später plagiotrope Seitenzweige entstehen. Aber auch der orthotrope Blütensproß kann [2]) an seiner Spitze wieder in

[1]) G. KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
[2]) Wie schon A. DE ST. HILAIRE beschrieb (Leçons de botanique, p. 104 u. 106); er glaubte aber, daß die Sprosse „entrainés par leur poids“ sich zur Erde senken.

einen plagiotropen Sproß übergehen (wie auch IRMISCH und andere beobachtet haben) [1]), es geschieht dies namentlich bei Pflanzen, die an Standorten mit tieferem Schatten wachsen. Sie bringen auch weniger Blüten hervor, während die bei starker Beleuchtung erwachsenen orthotropen Sprosse mehr Blüten produzieren und meist nicht vegetativ (plagiotrop) weiter wachsen. Bei Glechoma ist die Neigung, plagiotrope Sprosse bilden, also schon viel tiefer gewurzelt, nicht nur ist die Keimachse plagiotrop, auch die orthotropen Sprosse gehen verhältnismäßig leicht in plagiotrope über. Es dürfte dies mit den Standortsverhältnissen zusammenhängen, Glechoma wächst an mehr schattigen Standorten.

Die Gattung Stachys sei hier angeführt, weil sie den Übergang von plagiotropen Lichtsprossen in Erdsprosse zeigt. St. silvatica hat plagiotrope Sprosse, die bald auf, bald in dem Boden wachsen. Im ersten Fall haben sie durchweg Laubblätter und gelangen oft noch im Oktober zur Blüte, im zweiten haben sie Schuppenblätter [2]), treten aber im Herbst gewöhnlich mit der laubblätterigen Spitze über den Boden (IRMISCH, a. a. O. p. 15). Im direkten Sonnenlicht sollen diese plagiotropen Sprosse nach MAIGE orthotrop werden, während (wie zu erwarten) in schwachem Lichte die blütentragenden Seitensprosse der orthotropen Infloreszenz die Blütenbildung einstellen und plagiotrop werden, eine Umwandlung, die bei der Hauptachse nicht gelang. Stachys palustris dagegen hat Ausläufer, die in den Boden eindringen, also geophil sind.

§ 8. Allgemeines über geophile Sprosse, Tiefenlage.

Als geophile Sprosse können wir mit ARESCHOUG [3]) solche bezeichnen, die ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen. Sie kommen namentlich in Gebieten mit periodisch (durch Kälte oder Trockenheit) unterbrochener Vegetation vor und sind durch mancherlei Übergangsformen mit den „photophilen“ [4]) verbunden.

Es sind zu unterscheiden dauernd und periodisch geophile Sprosse. Zu ersteren gehören z. B. die Rhizome von Paris, die monopodial im Boden unbegrenzt weiter wachsen und Seitensprosse an das Licht emporsenden. Unter letzteren verstehen wir solche, die in den verschiedenen Perioden ihrer Existenz zunächst geophil und dann photophil sind oder umgekehrt. So ist es z. B. bei sympodial wachsenden Rhizomen, wie dem als Beispiel oft behandelten von Polygonatum (Fig. 1406). Hier sind die Sprosse zunächst geophil, sie bleiben im Boden und bringen nur Niederblätter hervor, im nächsten Jahre werden sie photophil, treten über die Erde und bilden assimilierende Laubblätter, sowie Blüten aus.

Die Mittel, welche die Pflanze anwendet, um ihre Sprosse in die Erde oder über diese zu bringen, werden offenbar zunächst durch die wechselnde

[1]) Vgl. auch KLEBS a. a. O.

[2]) Die „Ausläufer“ anderer Pflanzen zeigen auch am Lichte Niederblattbildung. So die der Erdbeere, Saxifraga sarmentosa u. a. Es dürfte die Hemmung der Blattentwicklung hier wie bei den Sprossen mancher Kletterpflanzen in Beziehung zu der raschen und ausgiebigen Streckung der Sproßachsen stehen. Experimentelle Untersuchungen darüber liegen nicht vor.

[3]) ARESCHOUG, Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen (Sonderabdr. aus Acta reg. Soc. Phys. Lund, T. VI), Lund 1896.

[4]) Diese Benennung scheint mir passender als die von ARESCHOUG gewählte „aërophil“. Denn diese paßt z. B. auf die Sprosse der Wasserpflanzen nicht, und wesentlich ist, daß die einen Sprosse zeitweilig oder immer dem Leben im Dunkeln, die anderen dem im Licht angepaßt sind, auch für die geophilen Sprosse wäre der Name „skotophile“ (Dunkelheit liebende) wohl eigentlich vorzuziehen, zumal, wie oben (p. 483) hervorgehoben wurde, Dunkelheit auf die Bildung der („geophilen“) Kartoffelknollen (und ebenso offenbar auch mancher Ausläufer usw.) begünstigend einwirkt.

geotropische Reizbarkeit geboten. Diese aber ist ihrerseits höchst wahrscheinlich durch Stoffwechselvorgänge bedingt.

Bei den Circaea-Arten z. B. entstehen bei ungestörtem Verlauf der Vegetation an der Basis der Pflanze geophile Sprosse, während der Gipfel dauernd photophil bleibt und zur Blütenbildung übergeht. Indes ist die Bestimmung der Knospen keine feste, sondern eine beeinflußbare [1]). Man kann selbst die Spitze der Pflanze zu geophilem Wachstum veranlassen (Fig. 1407, *III*).

Am unterirdischen Teil der Pflanze entwickeln sich Ausläufer, die später an

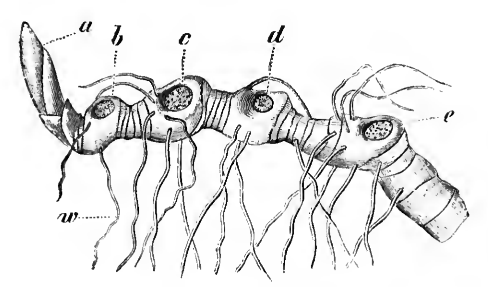


Fig. 1406. Rhizom von Polygonatum multiflorum, *a* Knospe für den nächstjährigen oberirdischen Trieb, *b* Narbe des diesjährigen, *c* und *d* Narben des vorjährigen und vorvorjährigen Triebes, *w* Wurzeln. Auf $^3/_4$ verkleinert. (Lehrb.)

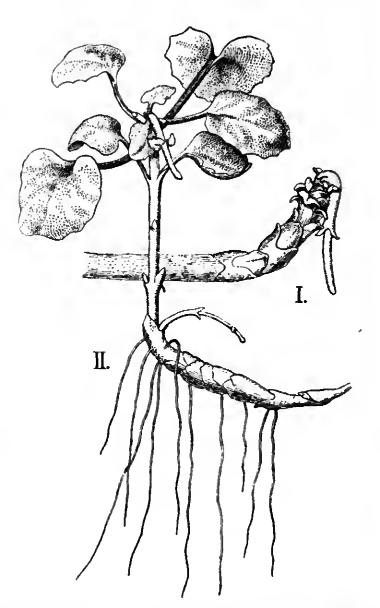


Fig. 1407. Circaea intermedia. Getriebene Pflanzen, deren Sproßscheitel geophil wird.

der Spitze anschwellen und im nächsten Jahre sich zu photophilen orthotropen Sprossen gestalten. Wenn man diese Überwinterungssprosse im Winter zur Weiterentwicklung anregt (durch Kultur in höher temperierten Räumen), so treten sehr eigentümliche Erscheinungen ein. Die Spitze des Sprosses, die eigentlich zur Infloreszenz werden sollte, gestaltet sich zu einem wieder in den Boden eindringenden Ausläufer. Dies kann geschehen, nachdem der Sproß schon eine Höhe von mehreren Zentimetern erreicht und eine Anzahl wohl entwickelter Blätter gebildet hat (Fig. 1407 *II*). Aber es kann auch das Hervortreten über den Boden ganz unterbleiben und der Sproß, statt zu einem photophilen Laub- und Blütensproß zu werden, sogleich als Ausläufer weiter wachsen (Fig. 1407 *I*). Dies hängt im allgemeinen von dem Zeitpunkt ab, in welchem das „Antreiben" der Pflanze erfolgt. Je später es geschieht, desto länger dauert es, bis die Ausläuferbildung eintritt. Man glaubt, vollständig normale Pflanzen vor sich zu haben. die sich zur Blütenbildung anschicken werden, bis sich zeigt, daß sie ihre Spitzen nach unten biegen und sich zur Ausläuferbildung (die sich durch die Richtungsänderung kund gibt, sowie durch länger gestreckte Internodien usw.) anschicken. Solange die Ausläufer noch oberirdisch sind, bringen sie Laubblätter hervor, die nur kleiner sind, als die übrigen. Wenn sie in den Boden eingedrungen sind, erfolgt Niederblattbildung. Auch in den Achseln der Laubblätter bilden sich

[1]) Vgl. p. 99 die dort angeführte Literatur und GOEBEL, Einleitung in die experiment. Morphologie (1908).

Ausläufer, die sonst nur an den Keimpflanzen auftreten. Diese Tatsachen lassen, wie mir scheint, zunächst kaum eine andere Auffassung zu, als die: im ruhenden (geophilen) Sproß spielen sich Stoffwechselvorgänge ab, die ihn veranlassen, beim Austreiben negativ geotropisch zu werden. Diese Vorgänge erfordern u. a. niedere Temperatur. Erhöht man diese vorzeitig, d. h. ehe die — uns nicht näher bekannten — stofflichen Veränderungen fertig sind, so kann der Ausläufer zwar zunächst photophil werden, aber der noch nicht verarbeitete Rest geophiler Substanz (wenn dieser Ausdruck der Kürze wegen gestattet ist) nötigt ihn, nach einiger Zeit wieder der Erde zuzuwachsen. Es tritt so eine Umkehrung der bei Pflanzen mit geophilen Sprossen sonst geltenden Anordnung ein, daß die geophilen Sprosse an der B a s i s der photophilen entstehen. Die Umwandlung sonst photophiler oberirdischer Sproßanlagen in geophile kann übrigens, wie für einige Fälle nachgewiesen ist, auch durch frühzeitige Entfernung der geophilen Sproßanlagen veranlaßt werden[1], wie andererseits eine Entfernung des photophilen Hauptsprosses[2] hier (wie in zahlreichen anderen Fällen) die geophil angelegten Sprosse veranlaßt, schon im Jahre ihrer Anlegung zu photophilen Laubsprossen auszuwachsen.

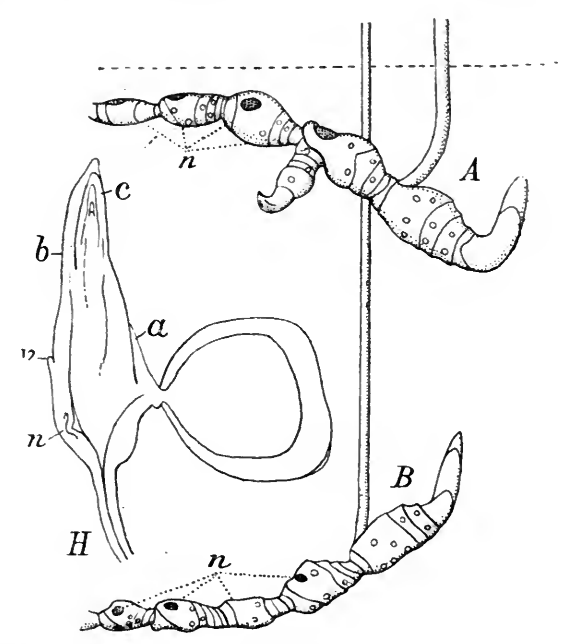


Fig. 1408. Polygonatum multiflorum (*A* und *B* nach RIMBACH) *C* (Buchstaben irrtümlich weggeblieben) nach IRMISCH). *A* Künstlich höher als die „normale Tiefenanlage eingepflanztes Rhizom: Die Fortsetzungssprosse des Rhizoms sind nach unten gewachsen. *B* Zu tief eingepflanztes Rhizom; die Fortsetzung des Rhizoms ist nach oben gewachsen. *C* Keimpflanze (vergr.), rechts der Samen, in welchem das zum Haustorium angeschwollene Ende des Kotyledon steckt. *H* Hauptwurzel, *e* Nebenwurzel (an der Sproßachse entstanden), *a*, *b*, *c*, Niederblätter der Keimpflanze.

Eine Wechselbeziehung zwischen den geophilen und photophilen Sprossen resp. Sproßteilen ist es offenbar auch, welche die R e g u l i e r u n g d e r T i e f e, in welcher die geophilen Sprosse wachsen, bedingt[3]. Manche

[1] Außerordentlich leicht ist dies bei Wasserkulturen von Circaea nachzuweisen.

[2] Botan. Zeitung 1880 p. 814. — Es sei hier bemerkt, daß bei Circaea eine Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses genügt, um die dem Gipfel nächsten, sonst plagiotropen Sprosse orthotrop zu machen.

[3] Vgl. ROYER, Flore de la Côte d'or, p. XX; RIMBACH, Das Tiefenwachstum der Rhizome (FÜNFSTÜCK, Beitr. zur wissensch. Botanik III, p. 178). (Die von P. E. MÜLLER angenommene Bedeutung der Regenwürmer, welche durch „Übererdung“ die Versenkung der Rhizome in den Boden bedingen sollen, kommt meiner Ansicht nach nur insofern in Betracht, als dadurch vielfach den Pflanzen rascher als durch ihre eigene Tätigkeit eine bestimmte Bodentiefe geboten wird.) MASSART, Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. de la soc. roy. bot. de Belgique, T. 41, 1902.

Pflanzen haben allerdings keine bestimmte Tiefenlage, weil ihre geophilen Teile kein Bewegungsvermögen besitzen, so z. B. die Knollen von Corydalis cava. Den meisten aber ist es möglich, eine höhere oder tiefere Lage im Erdboden einzunehmen, sei es durch Tätigkeit von Zugwurzeln oder durch Änderung der geotropischen Empfindlichkeit. Verfolgen wir z. B. die Entwicklung des oben erwähnten Polygonatum multiflorum. Der aus der Keimpflanze hervorgegangene Sproß (mit kurzer fleischiger Sproßachse) ist zunächst aufrecht (Fig. 1408 links). Er bringt das — meist erst im zweiten Jahre erscheinende — Laubblatt (welches auf die Niederblätter folgt) an das Licht. Dadurch wird die weitere Entwicklung (vermöge seiner Assimilationsarbeit) ermöglicht. Später dringt der (zunächst monopodial wachsende) Sproß in den Boden ein [1]) und wächst in diesem (transversal-geotropisch) horizontal weiter. Ist er erstarkt, so wendet er sich nach oben, bildet Laubblätter [2]) und wird photophil, während ein geophiler Seitensproß das Rhizom fortsetzt. Ändert man dessen Tiefenlage nach oben (Fig. 1408 *A*), so wächst der Fortsetzungssproß nach unten, umgekehrt nach oben (Fig. 1408 *B*). Ganz ähnliche Verhältnisse ergeben sich, wie die Untersuchungen von A. Braun, Irmisch, Warming u. A. zeigen, für andere Knollen- und Rhizompflanzen.

Auf eine eingehende Schilderung muß hier verzichtet werden. Es genügt, auf die merkwürdige Tatsache hinzuweisen, daß die Tiefenlage geophiler Sprosse geregelt wird in der Weise, daß während der Erstarkungsperiode durch abwärts gerichtetes Wachstum eine bestimmte „Normaltiefe“ erreicht wird, deren Beibehaltung bei Lagenveränderung (durch Höher- oder Tieferpflanzen) „angestrebt“ wird. Dabei sei auf das oben z. B. für Arum angeführte Verhalten der Zugwurzeln hingewiesen. Die Regulierung der Tiefenlage erfolgt offenbar durch Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge, wie wir dies oben für Circaea als wahrscheinlich angenommen haben. Alle geophilen Sprosse müssen — soweit sie nicht Saprophyten und Parasiten sind — assimilierende Teile an das Licht senden, seien es einzelne Blätter oder beblätterte Sprosse. Zwischen diesen und den geophilen Sprossen (resp. Sproßteilen) besteht offenbar ein genau geregeltes Korrelationsverhältnis, das wir freilich nicht durchschauen. Wir nennen die Gleichgewichtslage zwischen beiden, die, welche in der Normaltiefe vorliegt. Wird die Lage vertieft, so muß — wie auch Rimbach hervorhebt — für die Bildung der photophilen Teile mehr Material aufgewendet werden, als sonst. Diese Gleichgewichtsstörung spricht sich in einer Änderung der geotropischen Empfindlichkeit nach oben aus und umgekehrt. Man könnte das Bild weiter ausspinnen, indem man als Träger der positiven und negativen geotropischen Empfindlichkeit sich einzelne distinkte Teile denkt, die durch Stoffwechseltätigkeit sich vermehren oder vermindern, und so sich bald das Gleichgewicht halten, bald nach der einen oder anderen Seite hin den Ausschlag geben. Aber damit kommt man eben auch nicht weiter als zu einem unvollkommenen Bild einer weiterer Untersuchung bedürftigen Erscheinung.

Die unter der Erde angelegten photophilen Sprosse zeigen verschiedene Eigenschaften, die ihnen den Durchtritt durch den Boden erleichtern [3]): es sind im wesentlichen dieselben, die sich auch bei Keimpflanzen viel-

[1]) Es wäre zu untersuchen, ob der Keimsproß nicht zunächst durch Verkürzung einer Zugwurzel in den Boden gelangt.

[2]) Es ist charakteristisch, daß die direkt am Rhizom entspringenden Laubblätter hier (wie bei Paris) gestielt, die an dem Lichtsproß befindlichen stiellos sind, ein weiteres Beispiel für ein Verhalten, auf das oben (p. 1400) hingewiesen wurde.

[3]) Vgl. Areschoug a. a. O. Die Entfaltungsbewegungen p. 18 ff.

fach finden. So z. B. konvexe Biegung (nach oben) der Achse oder der Blattstiele, was das Durchdringen durch den Boden und das Herausziehen der Blätter erleichtert, oder bei aufrechtem Sproß Schutz durch ein Niederblatt (wie bei der „Koleoptile“ der Gräser, vgl. p. 1248) u. a. Wo Blätter in aufrechter Stellung die Erde durchbohren, finden wir den bei der Bewegung vorausgehenden Teil für den Durchtritt durch die Erde oft besonders geeignet: so die Blattspitze bei manchen Monokotylen. Diese ist z. B. bei Gagea arvensis konisch und am Ende etwas hornig ausgebildet (während das übrige Blatt flach ist). Ein näheres Eingehen auf diese Erscheinungen verbietet der Raum.

Die geophilen Sprosse lassen sich einteilen in Rhizome, Ausläufer, Knollen und Zwiebeln — die aber keineswegs immer scharf sich abgrenzen lassen.

Auf die verschiedenen Ausbildungsformen der *Rhizome* ist hier nicht einzugehen. Es soll nur erwähnt werden, daß auch sie orthotrop oder plagiotrop sein können [1]. Die letzteren dürften bei weitem der Zahl nach überwiegen: es sei nur an die von Iris, Acorus, Calamus, Paris, Anemone, Nuphar, Nymphaea erinnert. Es bietet diese Wachstumsart der der orthotropen gegenüber wohl ein besseres Geborgensein im Boden und ein stärkeres Festhaften am Substrat.

Die von ihnen, welche — abgesehen etwa von dem Abschluß durch Blütenbildung — *dauernd* horizontal wachsen, sind organographisch von besonderem Interesse, weil sie, wie schon p. 221 u. 482 hervorgehoben wurde, meist auch dorsiventral ausgebildet sind — also einen Zusammenhang von Wachstumsbedingungen und Gestaltung aufweisen. Da auf diese Beziehungen bisher nur wenig geachtet worden ist, seien sie hier an einigen Beispielen besprochen.

Zunächst sei erwähnt, daß in allen im Folgenden genannten Fällen die Endknospe des Rhizoms, ebenso wie die Keimpflanze (Fig. 1406 *C*) orthotrop [2] ist, *also das Plagiotropwerden erst im Verlauf der Entwicklung eintritt.*

Die Dorsiventralität äußert sich in verschiedener Weise: in der Verteilung der Wurzeln (welche auch radiär, also allseitig angeordnet sein können), in der Anordnung der Blätter und der Seitenzweige und im Bau.

Allseitig am Rhizom entspringende Wurzeln finden sich z. B. bei Majanthemum bifolium, Potamogeton natans, Sparganium ramosum. Die allseitig abstehenden Wurzeln sind wohl meist — wenigstens in der Jugend — ageotropisch und kurzlebig. Bei den meisten aber sind die Wurzeln auf die Unterseite beschränkt. Es ist klar, daß die so angeordneten Wurzeln auf dem kürzesten Wege in die Erde eindringen können. Es fragt sich aber, was diese Verteilung bedingt — ob sie mit der dorsiventralen Symmetrie der betreffenden Rhizome zusammenhängt, oder jeweils durch äußere Einflüsse, (Licht und Schwerkraft, einseitige Einwirkung von Feuchtigkeit) bestimmt wird. Daß man eine *unmittelbare* Einwirkung des Lichtes und der Feuchtigkeit nicht annehmen kann, ist in den Fällen klar, in denen die Rhizome *in* der Erde liegen, also nicht einseitig beleuchtet sein können. Als Beispiele seien Iris und Acorus angeführt.

---

[1]) Daß diese Eigenschaften — wenigstens bei manchen — beeinflußbar sind, zeigt schon das p. 13 über die Iris-Rhizome Mitgeteilte.

[2]) Das kann natürlich auch bei dorsiventraler Beschaffenheit der Fall sein, wenn beide Seiten sich das Gleichgewicht halten.

Acorus Calamus. Das Rhizom ist epitroph: man sieht, daß der obere Teil der „Rinde“ wesentlich dicker ist, als der untere. Selbst die Blätter sind, ebenso wie die von Iris, dorsiventral. Wenn man sie an der Basis durchschneidet (Fig. 1409), sieht man, daß der der Rhizomoberseite entsprechende Teil der Blattscheide dicker ist als der der Unterseite zugekehrte, nicht selten um mehr als das Doppelte. Außerdem sind die beiden Blattreihen nach der Oberseite hin „verschoben“, während die Seitenknospen auf den Flanken stehen, ein Vorgang, der mit der Epitrophie in Verbindung steht. Daß die Asymmetrie der Blätter, die hier nur in der Blattscheide hervortritt, wie in anderen derartigen Fällen (gemäß der vom Verf. vertretenen Auffassung) durch die Dorsiventralität der Sproßachse bedingt ist, braucht nicht besonders betont zu werden (vgl. p. 257). Eine andere Frage ist die, ob sie eine bedingte ist — wobei natürlich Licht und Schwerkraft in erster Linie in Betracht kommen. Dabei werden wir unterscheiden müssen zwischen den Bedingungen, welche den plagiotropen Wuchs und denen, welche die dorsiventrale Ausbildung veranlassen. Beide können gleich, aber auch verschieden sein. Wenn die Dorsiventralität durch Außenbedingungen veranlaßt wird, ist zu erwarten, daß sie umkehrbar ist. Doch können verschiedene Pflanzen sich darin natürlich auch sehr verschieden verhalten.

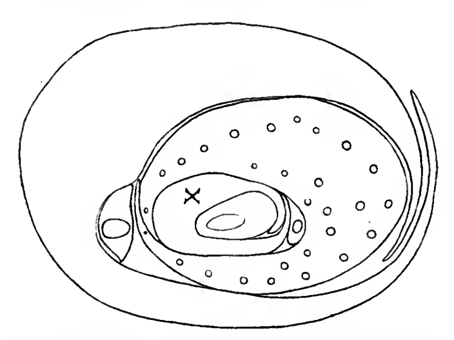


Fig. 1409. Acorus Calamus. Querschnitt durch die Knospe eines Rhizoms.

Daß die Dorsiventralität bei Acorus Calamus umkehrbar ist, geht schon aus den (auf des Verf. Veranlassung) von Schubert[1]) gemachten Untersuchungen hervor. Vertikal eingepflanzte Rhizome erzeugten Wurzeln rings um die Sproßachse, verkehrt eingepflanzte auf der nunmehr nach unten gekehrten flachen Oberseite — in meinen Versuchen erfolgte dies schon nach 25 Tagen.

Indes kommen selbst innerhalb Einer Gattung offenbar Verschiedenheiten vor.

Acorus gramineus besitzt ein horizontal wachsendes, abgeflacht dorsiventrales Rhizom, das nur auf der Unterseite Wurzeln hervorbringt.

Ein Rhizom, welches 1903 mit der Oberseite nach unten eingepflanzt war, hatte sich zunächst vertikal im Boden aufgekrümmt und in dieser Stellung einige Wurzeln auf der früheren Oberseite gebildet, bog sich dann weiter über und bildete zahlreiche Wurzeln auf der (neu zugewachsenen) wieder nach unten gekehrten Unterseite. Dazu brauchte die Pflanze aber bei allerdings nicht sehr günstigen Umständen ein Jahr. Das beweist natürlich noch nicht, daß die Dorsiventralität von A. gramineus nicht umkehrbar ist. Jedenfalls aber sitzt sie fester als bei A. Calamus. Ebenso verhielten sich die Rhizome von Iris germanica. Auch bei diesen Rhizomen ist die Endknospe orthotrop, die weiter nach hinten gelegenen Teile wachsen plagiotrop. Wenn man das Rhizom verfinstert oder tief einpflanzt (Fig. 8) bleibt es orthotrop. Die Plagiotropie ist also offenbar vom Lichte bedingt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß schon an

[1]) Schubert, Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen. Dissert. München 1913, p. 38.

der orthotropen Keimpflanze etwa durch die Beziehung zum Samen die Seite, welche zur Oberseite wird, bestimmt ist.

Auch die Iris-Rhizome sind, wie die von Acorus deutlich epitroph: schon die Blattansätze sind auf der Oberseite breiter als auf der Unterseite, und der Rhizomquerschnitt ergibt dasselbe. Die Umkehr bezüglich der Wurzelbildung gelingt hier, wenn überhaupt, viel langsamer als bei Acorus. Erst nach mehreren Monaten konnte ich in einzelnen Fällen auf der früheren oberen, jetzt nach unten gekehrten Seite einzelne Wurzeln wahrnehmen. Die meisten Rhizome aber verhielten sich nach 9 Monaten wie das von Ac. gramineus.

Jedenfalls scheint mir aus den angeführten Beobachtungen hervorzugehen, 1. daß diese Rhizome jeweils erst im Verlaufe der Einzelentwicklung plagiotrop werden, 2. daß sie auch abgesehen von der Wurzelverteilung dorsiventral sind, 3. daß ihr horizontaler Wuchs durch äußere Einwirkungen, vor allem das Licht bedingt wird. Das geht auch daraus hervor, daß oberflächlich angepflanzte Irisrhizome im Finstern aufrecht wachsen. Die Lichtwirkung braucht aber keine unmittelbar auf das Rhizom erfolgende zu sein — sie kann auch durch die Blätter übertragen werden [1]. Wie das erfolgt ist freilich noch ganz dunkel.

Ausläufer unterscheiden sich von den Rhizomen durch ihr — auf Streckung mehr oder weniger zahlreicher Internodien beruhendes — Wachstum, das sie zu ausgiebigen Verbreitungsmitteln macht. Es wurde schon p. 16 darauf hingewiesen, daß zweierlei Formen von Ausläufern vorkommen.

1. Bei weitem am häufigsten sind die mit Niederblättern versehenen. Die letzteren bilden eine Bohrspitze an der Endknospe. Diese Ausläufer stimmen ebenso wie die folgenden — soweit mir bekannt — darin mit Wurzeln überein, daß sie eine verhältnismäßig kurze wachsende Region haben.

2. Hohle Ausläufer, in denen die Knospe nach innen verlegt ist, kommen einigen Liliaceen (Tulipa-Arten vgl. Fig. 15) Erythronium und Orchideen (Herminium Monorchis) zu: Äußerlich sehen sie ganz aus wie Wurzeln. Wie sie zustandekommen ist p. 1452 erläutert.

Knollen. Bekanntlich gibt es Sproßknollen und Wurzelknollen (p. 1286). Nicht immer sind sie scharf getrennt: wenn das Hypokotyl knollig wird, kann auch die Wurzel sich an der Knollenbildung beteiligen (z. B. Raphanus sativus).

Bei den Sproßknollen lassen sich ebenso wie bei den Zwiebeln in ihrem physiologischen Verhalten zwei Gruppen unterscheiden. Bei der einen wird die Knolle für das aus ihr hervorgehende neue Sproßsystem vollständig verbraucht, lebt also nur zwei Jahre. Das ist der häufigste Fall. Bei anderen, welche den Übergang zu den Rhizomen bildet, haben die Knollen eine längere, oft sich auf Jahrzehnte erstreckende Lebensdauer. So bei manchen Monokotylen wie Arum, Sauromatum u. a.

In morphologischer Beziehung kommen in Betracht:

1. Solche, die aus mehreren Internodien mit angeschwollener, Reservestoffe bergender Sproßachse bestehen. Das ist der häufigste Fall (z. B. Solanum tuberosum, Helianthus u. a.).

2. Knollen, die aus einem Internodium bestehen (Colchicum, viele epiphyt. Orchideen).

3. Hypokotylknollen und zwar

---

[1]) Versuche durch frühzeitige Entfernung der Blätter die Rhizome zu orthotropem Wuchs zu veranlassen, schlugen fehl. Indes war dabei das Wachstum der Rhizome jedenfalls stark beeinträchtigt.

a) einfache, oft Jahre hindurch sich weiter verdickende Knollen z. B. Cyclamen,

b) Hypokotylauswüchse: Hierher gehören die merkwürdigsten aller Knollen, die mancher Dioscoraceen, über welche p. 113 berichtet wurde. Auf die im späteren Lebensalter mit den oberirdischen Organen auftretenden Brutknollen wird im folgenden Paragraphen hinzuweisen sein.

Eine besonders eigentümliche Form von Sproßknollen ist die, welcher neben der Ablagerung von Reservestoffen die Bedeutung als Wurzelträger zukommt. Das ist der Fall, bei den oft sehr erhebliche Größe erreichenden Knollen von Cordyline und Yucca[1]). Es sind dies Sproßknollen, die bei ungestörtem Verlauf der Vegetation nie zu photophilen Sprossen auswachsen. Da sie zahlreiche Wurzeln bilden, so kommen sie nicht nur für die Wasseraufnahme, sondern auch für die Verankerung der Pflanze im Boden — namentlich bei den baumartigen Cordylinen — in Betracht. Sie stimmen darin überein mit den Knollen mancher Dioscoraceen.

4. Zwiebeln. Ablagerung von Reservestoffen in Blättern eines Sprosses mit meist kurzer, flacher Sproßachse stellt das für die Zwiebelbildung entscheidende Merkmal dar. Indes sind Zwiebeln nicht auf geophile Sprosse beschränkt (vgl. z. B. p. 1473 Androsace) und die Ausbildung der Sproßachse als „Zwiebelkuchen" (welche die Hervorbringung zahlreicher dicht gedrängter Zwiebelschuppen gestattet) ist im wesentlichen beschränkt auf die häufigste Form der Zwiebeln: die welche wie zwei Vegetationsperioden leben. Die eine in der sie angelegt, die zweite in der sie ausgesogen werden. Es sind das Zwiebeln, deren Blüten oder Blütenstände terminal sind, was bedingt, daß die alte, abgeblühte Zwiebel durch eine neue als Seitensproß angelegte ersetzt wird. Es gibt aber auch Zwiebeln mit unbegrenztem Wachstum und dementsprechend seitlicher Blätterbildung z. B. Buphane. Derartige Zwiebeln können wir als eine Art Übergang zu den „Zwiebelknöllchen" betrachten, bei denen Reservestoffe sowohl in den Blättern als in der (nicht kuchenförmigen) Sproßachse abgelagert sind. Sie finden sich z. B. bei Achimenes in Gestalt walzenförmiger Körper deren Reservestoffe in den Niederblättern abgelagert sind. Die Achse ist hier aber gestreckt, nicht wie bei den „typischen" Zwiebeln verkürzt und verbreitert.

§ 9. Brutknospen und Bruchblätter.

Bei Bryophyten sowohl wie bei Pteridophyten waren zahlreiche Beispiele für vegetative Vermehrung — teils der Haplophase bei den Bryophyten und einzelnen Pteridophyten — teils der Diplophase bei letzteren zu schildern. Zum Vergleich damit seien auch einige solche Einrichtungen bei Samenpflanzen angeführt. Wir lassen dabei außer acht die vegetative Vermehrung durch Vereinzelung der Auszweigungen kriechender, von hinten her absterbender Sprosse, durch Ausläufer oder vegetative Sprosse in Infloreszenzen usw., und beschränken uns auf die, bei welchen meist eigenartig ausgebildete Teile einer Pflanze von dieser abgetrennt werden — gewöhnlich mechanisch, indem sie abbrechen. Es können das teils Blätter, teils Sprosse sein.

[1]) Vgl. Goebel, Flora 95 (1905), p. 188.

[2]) Bezüglich anderer vgl. z. B. A. Terracciano, Contributo alla biolagia della propagazione agamica nelle Fanerogame in Borzi, Contr. Biol. Veg. Vol. III. Derselbe, I tuberi epigei etc. Daselbst.

Solche sich ablösende Sprosse können wir als „Brutknospen" bezeichnen, die Blätter (wie bei den Moosen) als Bruchblätter. Die Bedeutung, welche diese Vermehrungsorgane für die Pflanzen besitzen, tritt namentlich bei denen hervor, bei welchen die Samenbildung nicht oder doch nicht regelmäßig eintritt. Vielfach bilden sich Brutknöllchen oder Brutzwiebeln an Stelle von Blüten (Polygonum viviparum, Allium-Arten u. a.) oder in deren unmittelbarer Nähe (Fourcroya-Arten).

Es liegt nahe, in diesen Fällen eine kausale Beziehung zwischen dem Unterbleiben der Samenbildung und dem Auftreten vegetativer Brutorgane anzunehmen, entsprechend den p. 443 angeführten Tatsachen. Wenn eine solche Korrelation auch gewiß wahrscheinlich ist, so bedarf sie doch natürlich in jedem einzelnen Falle des experimentellen Nachweises, sie ist wahrscheinlich auch nicht bei allen derartigen Pflanzen vorhanden. Bei Ranunculus Ficaria z. B., einer Pflanze, die reichlich Wurzelknöllchenbrutknospen bildet, aber nicht immer Früchte, war an fruchtenden Pflanzen keine Verminderung der Brutknospen festzustellen [1]). Daß das Vorhandensein von Brutknospen die Möglichkeit des Unterbleibens der Samenbildung ohne Verhinderung der Verbreitung bietet, ist ja ohne weiteres klar.

1. Brutknospen.

A. Gymnospermen. Aus dieser Gruppe läßt sich nur das Verhalten von Cycas revoluta anführen, auch dies eigenlich entgegen der oben gegebenen Definition [2]). An älteren Pflanzen treten an den Blattbasen oft Seitenknospen auf, die freilich sich spontan nicht ablösen, sondern zu Zweigen auswachsen. Künstlich werden sie zur vegetativen Vermehrung benützt. Es ist für die Gymnospermen also eigentümlich, daß ihre Vermehrung so gut wie ausschließlich durch Samen erfolgt. Die wenigen Beispiele von Zweigen, die sich einwurzeln usw., kommen kaum in Betracht.

B. Angiospermen. Eigentliche Brutknospen finden sich, soweit ich sehen kann, nur bei Pflanzen mit periodisch unterbrochener Vegetation. Damit steht in Zusammenhang, daß die Brutknospen mit Reservestoffen ausgerüstet sind. Diese können abgelagert werden entweder in der Sproßachse, oder in den Blättern, oder in einer frühzeitig entwickelten Wurzel. Danach unterscheiden wir: Brutknollen, Brutzwiebeln und Wurzelknöllchen-Brutknospen. Es gibt auch Übergänge zwischen den beiden erstgenannten. Als höchstentwickelte Form werden wir die bezeichnen müssen, die mit Einrichtungen zur Verbreitung versehen sind. Verglichen mit den Samen treten Verbreitungseinrichtungen — wenn wir von zufälliger Verbreitung durch Tiere, Fortschwemmen usw. absehen, aber nur sehr selten auf. Die meisten dienen nur zur Vermehrung an Ort und Stelle.

1. Brutknöllchen. Remusatia vivipara. Diese Aroidee trägt, wie lange bekannt ist, ihren Speziesnamen mit Unrecht. Es liegt keine „Viviparie" vor, d. h. Weiterentwicklung der Samen ohne Ruheperiode, sondern Brutknollenbildung. Charakteristisch ist für diese, daß die Brutknospen entstehen an Niederblattsprossen [3]), die sich im Gegensatz zu anderen Niederblattsprossen orthotrop von den weithin kriechenden Ausläufern erheben.

---

[1]) E. Berg, Studien über den Dimorphismus von Ranunculus Ficaria. Dissert. Erlangen 1899. Die oben angeführte Beobachtung ist natürlich nicht entscheidend, da bei sehr reichlicher Ernährung die Korrelationen oft nicht hervortreten.

[2]) M. C. Stopes, Adventitious budding and branching in Cycads. The new Phytologist, Vol. IX (1910), p. 235.

[3]) Diese sind, beiläufig, bemerkt, anatomisch ausgezeichnet durch einen frühzeitig entwickelten Korkmantel.

Die Brutknollen sind kleine, knöllchenförmige Sprosse, die sich leicht ablösen. Ihre äußeren Blätter (gleichfalls Niederblätter) haben hakenförmig eingekrümmte Blattspitzen, so daß die Brutknospen leicht durch Tiere verschleppt werden können. Mit diesen werden sie durch ihre Stellung an orthotropen Sprossen leichter in Berührung kommen, als wenn sie etwa an der Bodenoberfläche entspringen würden. Es scheint, daß die Vermehrung der Pflanze durch Brutknollen hier die durch Samen, wenigstens unter bestimmten Umständen, weit überwiegt [1]).

Bei einer anderen Aroidee (Pinellia tuberifera) bilden sich Brutknollen auf den Blattstielen. Sie lösen sich aber nicht ab, sondern gelangen wenn die Blattstiele welken, auf den Boden, falls sie nicht vorher schon durch Anhäufung von Blättern usw. über einem welken Blattstiel dem Substrat nahe gerückt waren. Auf der Spitze der Brutknöllchens befindet sich eine von Niederblättern umhüllte Knospe.

Die merkwürdigsten Brutknollen bilden einige Dioscorea-Arten. Sie seien hier um so mehr angeführt, als für sie die Anfänge einer kausalen Untersuchung der Entstehungsbedingungen vorliegen.

Die Erdknollen der Dioscoreen wurden p. 113 besprochen. Die meist hoch über dem Boden an den schlingenden Sprossen entstehenden „Luftknollen“ sind, wie früher nachgewiesen wurde [2]), als durch geringe Wasserzufuhr entstandene Hemmungsbildungen der Erdknollen zu betrachten, von denen sie äußerlich meist sehr verschieden sind (vgl. z. B. Fig. 111).

Es liegt also ein ähnlicher Fall vor, wie wir ihn bei den Haftwurzeln von Hedera, den Dornwurzeln von Myrmecodia usw. kennen lernten. Bei manchen Dioscoreen erreichen die Luftknollen eine bedeutende Größe. Von D. sativa z. B. liegt mir eine mit Kork bedeckte Luftknolle vor, die eine größte Länge von 14 cm, eine größte Breite von 11 cm, eine größte Dicke von 5,5 cm und ein Gewicht von 422 g besitzt.

Da ihre Einfügungsstelle nur etwas über 2 mm Durchmesser besitzt, so ist ersichtlich, daß sie bei Erschütterungen leicht abbrechen und mit ziemlicher Wucht auf den Erdboden herabsausen wird! Meist sind die Luftknollen freilich viel kleiner. Sie sind mit einer oder mehreren Sproßknospen ausgerüstet (vgl. die Angaben a. a. O.) und besitzen auch Wurzelanlagen. Sie entstehen als Anschwellungen von Sproßachsen, ähnlich wie die Erdknollen als Anschwellungen bzw. seitliche Auswüchse des Hypokotyls. Daß sie nur bei einer gewissen Anhäufung von Assimilaten auftreten können, wird a. a. O. experimentell nachgewiesen. Eine solche Anhäufung wird bei stark assimilierenden Pflanzen namentlich bei Wachstumshemmungen auftreten. Die Luftknollen sind also durch mangelnde Wasserzufuhr in einen Dauerzustand übergeführte Erdknollen. Sie entwickeln sich bei der Keimung normal nicht weiter, vielmehr gehen aus den an ihnen entstandenen Sprossen neue Erdknollen hervor.

Bei Dikotylen sind Brutknöllchen verhältnismäßig selten. Sie finden sich z. B. bei der (selten Samen ansetzenden) Dentaria bulbifera (wo aber auch die Niederblätter der Brutknöllchen Reservestoffe speichern) und Polygonum viviparum — hier in den Infloreszenzen an Stelle von Blüten.

---

[1]) Wight, Icones, III, 900 gibt an, die samentragende Form sei an Stellen, wo Brutknospenbildung reichlich vorhanden war „exceedingly rare“; wahrscheinlich erfolgt sie unter anderen Bedingungen, als die Blütenbildung. Bei Gewächshauspflanzen tritt die Brutknospenbildung regelmäßig ein.

[2]) Die Knollen der Dioscoreen usw. Flora 95 (1905), p. 167 ff. Daselbst weitere Literatur.

Erwähnt mögen noch die Brutknöllchen werden, die aus einer Anschwellung eines Sproßknotens entstehen, während die zugehörige Knospe (bzw. die Knospe, wenn in einer Blattachse mehrere stehen), einem Achselsproß angehört. So ist es z. B. bei Ceropegia Woodii [1]) und Elatostemma umbellatum var [2]). Die Bildung dieser Brutknöllchen kommt offenbar durch eine Steigerung der auch sonst vielfach in Stengelknoten eintretenden Reservestoffspeicherung zustande, und zwar dann, wenn das Wachstum der Sprosse gemindert ist. Eine spontane Ablösung habe ich bei Cerop. Woodii nicht beobachten können, die Knollen gelangen beim Absterben der Sprosse auf den Boden.

Brutzwiebeln finden sich selbstverständlich am häufigsten bei Monokotylen, da bei diesen die Zwiebelbildung viel häufiger ist als bei Dikotylen (zwiebelbildende Dikotylen wie manche Oxalis-Arten bringen auch reichlich Brutzwiebeln hervor).

Sie finden sich teils an unterirdischen, teils an oberirdischen Sprossen, so z. B. an einigen Lilium-Arten (L. tigrinum, bulbiferum u. a.). Besonders auffallend ist ihr Vorkommen in den Infloreszenzen mancher Allium-Arten (z. B. A. sativum), in denen sie an Stelle der Blüten treten [3]).

Wurzelknöllchen-Brutknospen entstehen dadurch, daß an einer Seitenknospe eine „Adventivwurzel“ frühzeitig angelegt und mit Reservestoffen angefüllt wird, wie dies auch z. B. bei den Wurzelknollen von Aconitum und vielen Erdorchideen der Fall ist.

Das bekannteste Beispiel stellen die Wurzelknöllchen-Brutknospen von Ranunculus Ficaria dar [4]). Die knollenförmig angeschwollenen Wurzeln sind im Verhältnis zu der Knospe, an der sie entstanden, so groß, daß dadurch eine Zeitlang das Verständnis dieser Brutknospen erschwert wurde. Die Wurzeln unterscheiden sich von den gewöhnlichen Erdwurzeln abgesehen von ihrer Gestalt (welche durch die Ablagerung von Reservestoffen bedingt ist) auch dadurch, daß sie unverzweigt sind. Indes kann man, wie Irmisch nachwies, durch Verletzung noch im Wachstum begriffenen Knöllchenwurzeln Verzweigung hervorrufen. Die Wurzelknöllchen-Brutknospen sind nicht sofort nach ihrer Reife keimungsfähig (erst im Herbst wächst die Knospe aus). Wodurch die Wachstumshemmung bedingt wird, ist wie in anderen derartigen Fällen unbekannt.

2. Bruchblätter.

Als Bruchblätter können wir solche bezeichnen, die sich leicht ablösen und imstande sind, durch Entwicklung von Knospen neue Pflanzen hervorzubringen. Es ist klar, daß solche Blätter, wenn sie in den Dienst der vegetativen Vermehrung treten sollen, imstande sein müssen, die

---

[1]) Globing, Morpholog. und physiologische Untersuchungen an Ceropegia Woodii. Beih. z. Botan. Centralblatt 23 (1908), p. 65.

[2]) H. Nokano, Lebensgeschichte der Stengelbulbillen einiger Angiospermen. Journ. of tho Coll. of science imp. univ. Tokyo, Vol. XXVIII, 1910.

[3]) Eine Umbildung von Blütenanlagen in Brutzwiebeln ist aber, wie es scheint, nicht beobachtet worden. Auch aus dem gelegentlichen Vorkommen von floralen Blattbildungen an Brutzwiebeln von Lilium bulbiferum kann man auf eine solche nicht schließen. Vgl. H. Hesselman, Über die Ausbildung von Bulbillenblättern als florale Blätter bei Lilium bulbiferum L. Acta horti Bergiani III, 1897.

[4]) Irmisch, Beitr. zur vergl. Morphologie der Pflanzen I. Ranunculus Ficaria. Abh. der Naturf. Ges. zu Halle, 2. Bd. Die Ansicht von Areschoug, daß die Knöllchenwurzeln der Mutterpflanze angehören und erst später mit der Achselknospe in Verbindung treten, ist unhaltbar (Areschoug Bidrag til grond knopparnes morfologi og biologi Lund 1857, p. 27).

Trennung von der Pflanze ohne Schädigung durch Austrocknung usw. zu ertragen. Demgemäß finden sich solche Bruchblätter vor allem bei Blattsukkulenten. Wir können zwei Arten von Bruchblättern unterscheiden: bei den einen entstehen die Sproß-(und Wurzel)anlagen erst nach dem Abbrechen, bei den anderen sind Sproßvegetationspunkte schon vorher vorhanden.

a) Ein bekanntes Beispiel liefert Sedum Stahlii [1]), dessen fast zylindrische Blätter nur mit einem dünnen Verbindungsstück der Sproßachse eingefügt sind, und deshalb leicht abbrechen. Sie bringen dann (auch ohne Wasserzufuhr) an ihrer Basis Adventivsprosse und Wurzeln hervor, und stellen ein ausgiebiges Vermehrungsmittel der Pflanze dar [2]). Auch bei Cotyledon cristata fallen die Blätter, namentlich die der gestreckten, oben blühenden Sproßachsen leicht ab und bilden dann „Adventivsprosse“. Die Pflanze war in unseren Kulturen, umgeben von einem dichten Kranze junger aus diesen blattbürtigen Adventivsprossen hervorgegangener Pflanzen. Ebenso lösen sich die Fiederblätter der Aroidee Zamioculcas leicht ab, bilden an der Basis eine knollige Anschwellung und an dieser neue Pflanzen [3]).

Wie früher [4]) nachgewiesen wurde, stehen die leichte Ablösbarkeit und die Regenerationsfähigkeit in keiner unmittelbaren Beziehung zueinander. Die leichte Ablösbarkeit ist für die Pflanze selbst eigentlich eine Schädigung. Diese wird aber aufgewogen dadurch, daß aus dem abgelösten Blatt oder Blatteil eine neue Pflanze entsteht.

b) Dasselbe gilt für die Bruchblätter, welche Sproßvegetationspunkte schon im embryonalen Zustand, also solange sie noch an der Pflanze festsitzen, bilden. Hier ist vor allem das berühmte Bryophyllum zu nennen, dessen Blätter (bzw. bei Br. calycinum Blattfiedern) in den Kerben des Blattrandes Sproßvegetationspunkte bilden. Diese entwickeln sich gewöhnlich erst dann, wenn das Blatt von der Pflanze getrennt ist.

Daß Blätter Sproßvegetationspunkte in größerer Zahl anlegen, kommt auch z. B. bei Begonia phyllomaniaca — einem Bastard — vor. Hier ohne daß damit eine vegetative Vermehrung verbunden wäre. Wir werden also auch in dem Verhalten der Bryophyllumblätter nur eine Ausnützung eines „zufällig“, d. h. nicht als „Anpassung“ — entstandenen Verhaltens erblicken dürfen — wie wir daß auch für epiphylle Infloreszenzen (p. 1450) annahmen.

[1]) Abbildung bei Goebel, Einleitung in die experim. Morphologie. Leipzig 1908, p. 139.

[2]) Wie es mit dem Samenansatz bestellt ist, läßt sich nur im Vaterland der Pflanze (Mexiko) feststellen.

[3]) Engler Über Reproduktion von Zamioculcas Loddigesi in Englers Jahrb. I 189 (18881).

[4]) a. a. O., p. 140.

Nachträge.

Zu p. 1213.

Einige Amaryllidaceensamen zeigen ein so eigentümliches Verhalten, daß sie einen besonderen Typus der Samenbildung darstellen, den ich als den „mit assimilierender Samenschale“ bezeichnen möchte.

An kultivierten Exemplaren der südafrikanischen Nerine curvifolia (auf deren Verhalten mich Herr Dr. KUPPER aufmerksam machte) beobachtete ich, daß die Samen weit aus den mit Längsspalten geöffneten drei Fächern der Frucht (deren Perikarp früh schon verschrumpft) heraussteben [1]). Da die Samen tief grün sind, könnte man zunächst an eine „Viviparie“ denken, zumal die äußeren Umrisse scheinbar ein Würzelchen und einen oberen Teil (der als Kotyledon gedeutet werden könnte) erkennen lassen.

Aber es handelt sich darum, daß das Integument (das bei anderen Samenanlagen im Lauf der Entwicklung ganz oder teilweise zum Aufbau der (toten) Samenschale benützt wird) sich nach der Befruchtung stark vergrößert und reichlich Chlorophyll entwickelt. Auf seiner Außenseite sind ziemlich reichlich gut entwickelte Spaltöffnungen vorhanden. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine Kohlenstoffassimilation durch die grünen Zellen des Integuments stattfindet. Es wird auch reichlich Stärke gebildet [2]). Der Embryo war in diesen Samen zunächt noch klein und ungegliedert. Er entwickelt sich aber rasch weiter. Wenn die „Samen“ eine Länge von etwa 9 mm erreicht haben, fallen sie bei Erschütterung des Fruchtstandes leicht ab. Sie sind saftig, da nicht nur die zum Assimilations- und Speichergewebe ausgebildete Samenschale, sondern auch das Endosperm nicht den sonst bei der Samenreife üblichen Wasserverlust erfahren haben. Samen, die ich Mitte Oktober auf den Tisch gelegt hatte, zeigten Mitte November (in einem geheizten Raum) schon das Hervortreten der Wurzel (Eigentlich bleibt diese zunächst noch sehr kurz, die Streckung der Kotyledonarbasis scheint das Heraustreten zu bedingen). Der Kotyledo selbst bleibt als langer keulenförmiger Körper im Endosperm liegen und wird nicht nur dieses, sondern auch die in der Samenschale gespeicherten Reservestoffe aussaugen. In einem Samen, den ich aus der Frucht in einen Dunkelraum gebracht hatte [3]), war der Embryo kleiner geblieben als bei den am

---

[1]) In jedem der drei Fächer entwickelt sich gewöhnlich nur Eine Samenanlage zum Samen. Angaben über deren Eigentümlichkeit sind mir nicht bekannt. BAKER (Handbook of the Amaryllideae, London 1888, p. 99) sagt nur „capsule globose deeply 3-lobed; membranaceous loculicidally 3-valved, seeds 1 or few in a cell globose, green. „Kugelig“ waren die von mir untersuchten Samen nicht, eher keulenförmig.

[2]) Wie viel davon aus eigener Assimilation und wie viel aus der Mutterpflanze stammt, wäre näher zu prüfen.

[3]) Es konnte natürlich nicht festgestellt werden, welche Größe der Embryo zu dieser Zeit hatte. Bei reichlicherem Material wird sich wohl eine genauere Feststellung ermöglichen lassen, vielleicht ergeben sich dann, wenn man Samen mit noch ungegliedertem Embryo verwendet, für die im Dunkeln gehaltenen gegenüber den belichteten größere Unterschiede.

Lichte aufbewahrten, die Samenschale enthielt aber noch viel Stärke. Soweit man aus dieser vereinzelten Beobachtung schließen kann, werden also die Assimilate des Samens zum Teil während der Embryoentwicklung im Samen, viel mehr aber jedenfalls bei der Keimung verwendet. Es ist das Verhalten der Samen sehr merkwürdig. Die Weiterentwicklung ohne Ruheperiode teilen sie mit Crinum. Während die Samen dieser Pflanze aber keine Samenschale haben, ist die Samenschale von Nerine als Assimilations- und Speichergewebe tätig. Ähnlich dürften sich Hymenocallis-Arten verhalten [1]). Jedenfalls zeigt dieser Typus der Samenentwicklung wie mannigfaltig auch dieser Vorgang sich gestalten kann. Die gewöhnlichste Art (bis zur Keimung ruhender Embryo, Samenschale nur als tote Hülle) ist nur Eine der verschiedenen Möglichkeiten. Als Nerinetypus wäre zu bezeichnen: Embryo zur Zeit der Fruchtöffnung noch ungegliedert, dann aber ohne Wasserzufuhr von außen rasch hervorwachsend. Integument mit Spaltöffnungen und Chlorophyll versehen als Assimilations- und Speichergewebe tätig. Das Endosperm ist nur unbedeutend entwickelt. Der Embryo macht keine „autonome" Ruheperiode durch.

Zu p. 1236.

Cyclamen. Neuerdings hat A. W. HILL versucht, nachzuweisen, daß Cyclamen zwei Kotyledonen besitze, von denen der eine als Laubblatt ausgebildet, der andere für gewöhnlich nicht entwickelt sei [2]). Man könne ihn aber durch Entfernung des ersten Blattes zur Entwicklung veranlassen. Dieses zweite Blatt besitze, wie das erste, die Fähigkeit, die verloren gegangene Spreite zu ersetzen. Diese Regenerationsfähigkeit soll (da sie nur bei den beiden ersten Blättern sich finde,) definitiv beweisen, daß dieses (gewöhnlich rudimentär bleibende) Blatt der unentwickelte zweite Kotyledon sei.

Eine erneute Nachprüfung ergab aber, daß weder normal ein unentwickeltes zweites Blatt vorhanden ist, noch daß die Regenerationsfähigkeit auf die zwei ersten Blätter beschränkt ist. Schon WINKLER (Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten, Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft XX (1902) p. 86) gibt an, daß die Spreitenregeneration nicht allein bei den Primärblättern, sondern auch bei den anderen 4—5 in der ersten Vegetationsperiode gebildeten Laubblättern vorhanden sei. Auch ich erhielt sie z. B. beim 3. und 4. Blatte. Es kann natürlich der Entwicklungszustand des Blattes zu der Zeit, in welcher die Spreite entfernt wird, für die Regenerationsfähigkeit von Bedeutung sein, z. B. derart, daß diese bei einem alt gewordenen Blatte erlischt oder geringer ist, als an einem jüngeren. An der Tatsache selbst aber ist nicht zu zweifeln.

Die Primärblätter haben also alle dieselben Eigenschaften. HILL hebt hervor, daß weder der Verf. noch WINKLER sich darüber aussprechen, ob Cyclamen einen oder zwei Kotyledonen habe. Gewiß; das geschah aber deshalb, weil man die „Kotyledonen" hier von den Primärblättern nicht unterscheiden kann — auch nicht, wie HILL gemeint hatte, dadurch, daß sie allein regenerationsfähig sind. Wenn man will, kann man auch bei Cyclamen die beiden ersten Blätter der Keimpflanze als Kotyledonen bezeichnen, wie das

[1]) A. BRAUN, Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne (Abh. der Berliner Akademie 1859 p. 172) gibt an, das die Samen von H. speciosa „sehr kleine Chlorophyllkörnchen" und zur Zeit des Ausfallens einen ungegliederten Embryo enhalten. „Die an Größe einer Roßkastanie gleichenden Samen von H. repanda zeigen denselben Bau, nur darin abweichend, daß die Epidermis mit Spaltöffnungen versehen ist, die bei H. speciosa fehlen." Die Samen von Nerine sind, wie aus dem oben Mitgeteilten hervorgeht, viel kleiner, als die der beiden Hymenocallis-Arten.

[2]) A. W. HILL, Studies in Seed-Germination. Experiments with Cyclamen. Annals of botany Vol. 34 (1920).

schon GRESSNER (Botan. Zeitung 1878 p. 837) tat. Dieser sagt: „Jener erste als Saugorgan dienende Kotyledon entwickelt sich zum ersten, jener zweite zurückgebliebene Kotyledon entwickelt sich zum zweiten grünen Blatte.“ Es ist aber ein Mißverständnis, wenn HILL (The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia . . . Annals of botany Vol. XX (1906) p. 423) sagt, GRESSNER und SCHMID seien der Ansicht, Cyclamen bei „dicotyledonous with one cotyledon rudimentary“. Vielmehr sind diese beiden Autoren der Ansicht, daß der zweite Kotyledon nur zeitweilig in der Entwicklung hinter dem ersten zurückbleibe, nicht aber daß er, wie HILL meint, für gewöhnlich rudimentär bleibe, und einen „undeveloped second cotyledon“ darstelle. Meine eigenen Beobachtungen stimmen, wie erwähnt, durchaus mit denen von GRESSNER und SCHMID überein. Möglich daß HILL vielleicht eine Rasse von Cycl. persicum vor sich gehabt hat, die sich anders verhielt. Ob man diese beiden ersten Blätter als Kotyledonen bezeichnen will oder nicht, scheint mir ziemlich belanglos. Denn man drückt dadurch doch nur aus, daß sie den Kotyledonen anderer Dikotylen entsprechen. Diese Kotyledonen sind aber, nach der in diesem Buche vertretenen Auffassung, nichts Besonderes, sondern gehemmte und teilweise umgebildete Laubblätter. Das Interesse des Falls von Cyclamen indes liegt gerade darin, daß hier die „Kotyledonen“ mit den Laubblättern vollständig übereinstimmen. An dieser Übereinstimmung ist auch durch HILL's Angaben nichts geändert worden. Deshalb blieb die Darstellung wie sie in der 1. Auflage des Buches war. Leider haben wir noch keine Vorstellung von den Ursachen, welche die merkwürdige Gestaltung der ersten Blätter des Cyclamen-Keimlings bedingen. Denn daß diese von der gewöhnlichen Dikotylengestaltung sich ableitet, ist kaum zu bezweifeln. Wahrscheinlich haben die stofflichen Umänderungen, die mit der Ausbildung einer Hypokotylknolle bei Cyclamen verbunden sind, auf die Gestaltung der ersten Blätter eingewirkt. Aber das kann nur experimentell näher geprüft werden.

Zu p. 1362.

Die im Texte aufgestellten Gesetze der „Nerven“verteilung sind bei einer ganzen Anzahl von Blättern ohne weiteres wahrnehmbar, um so auffallender ist es, daß sie nicht längst schon ausgesprochen wurden. Wo sie nicht zu stimmen scheinen, ist zunächst entwicklungsgeschichtliche Prüfung notwendig, namentlich z. B. bezüglich des Ansatzes der Tertiärnerven an die Sekundärnerven. Die dafür aufgestellten Beziehungen gelten zunächst für die Blätter mit geschlossenen Netzmaschen. Dort wo hauptsächlich frei verzweigte Nerven vorkommen, scheinen sie mehr zurückzutreten. Aber bei den ersteren treffen sie vielfach auch dann zu, wenn das zunächst nicht der Fall zu sein scheint. Bei Sagittaria montevidensis z. B. ist der Winkel, unter dem sich die Quernerven an die Längsnerven ansetzen, am ausgewachsenen Blatte meist ein von 90° erheblich abweichender. Die entwicklungsgeschichtliche Prüfung zeigte aber, daß das auf einer Verschiebung beruht, und im jungen Blatte die „rechtwinkelige“ Schneidung zutrifft. Ob das auch in anderen Fällen so ist, ist näher zu prüfen. Es ist möglich, daß schon von vornherein sich Einflüsse geltend machen, welche einen rechtwinkeligen Ansatz verhindern. Auch die zeitliche Reihenfolge des Auftretens wird nicht immer dieselbe sein. Wenn z. B. drei Netznerven miteinander 3 Winkel von je 120° bilden, so kann das entweder aus einer „Brechung“ aus ursprünglich rechtwinkeligem Ansatz entstanden oder (sozusagen als Abkürzung, aber auch mit gleichmäßiger Raumeinteilung) von vornherein so aufgetreten sein. Für eine Verschiebung aus ursprünglich rechtwinkeligem Ansatz spricht auch, daß

öfters im erwachsenen Blatte die einen Tertiärnerven rechtwinkelig die anderen schief an die Sekundärnerven ansetzen — letzteres dürfte aus ersterem hervorgegangen sein.

Besonders schön wahrnehmbar ist das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung bei manchen mit handförmiger („palmater") Nervatur versehenen Blättern hervor. Die Hauptnerven divergieren voneinander und werden nun (was z. B. bei Macaranga Portiana besonders deutlich hervortritt) durch bogenförmig gekrümmte Seitennerven miteinander verbunden. Wenn in einer keilförmigen Zelle perikline Teilungswände auftreten würden, so müßten diese, um sich an die Seitenwände anzusetzen, auch bogenförmig gekrümmt sein.

Bekanntlich ist auch bei den Teilungswänden der Zellen das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung kein ausnahmsloses. Es sei z. B. an die Moosrhizoiden erinnert. Das hindert aber nicht, daß es eine große Bedeutung hat, und diese dürfte auch dem Nervengesetz zukommen. Man kann die rechtwinkelige Schneidung der Tertiärnerven usw. von der der Zellwände ableiten, da ja die Zwischennerven durch Teilung von Zellen entstehen, die zwischen den Hauptnerven liegen.

Selbstverständlich ist die weitere Regel der annähernd gleichmäßigen Zerteilung der Blattfläche durch die feinere Nervatur nicht so zu verstehen, daß etwa in der Mitte zwischen zwei Sekundärnerven nur ein Tertiärnerv auftreten würde usw., sondern es handelt sich um das Endergebnis, die Aufteilung der Blattfläche. Es kann dieses Verhalten (das vielfach auch für die Sekundärnerven zutreffen dürfte) nachträglich durch Wachstumsverschiedenheiten u. a. wieder geändert werden, aber an seinem Zutreffen ist trotzdem nicht zu zweifeln.

Daß auch für die Verteilung der Sekundärnerven sich bestimmte Regeln werden auffinden lassen, ist wahrscheinlich. Doch liegen mir darüber noch zu wenig Untersuchungen vor, als daß sich etwas Allgemeines darüber mitteilen ließe. Im übrigen sei auf eine spätere Mitteilung verwiesen, welche auch das p. 1048 nur kurz gestreifte Verhalten der Farn-Nervatur berücksichtigen wird. Auch die Größenverhältnisse der von den Nerven umschlossenen Areale werden dann zu erörtern sein. Wie außerordentlich schön und regelmäßig die Aufteilung der Blattfläche durch die feinere Nervatur ist, tritt bei einer Vergleichung einer Anzahl von Blättern deutlich hervor.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Vierter Abschnitt.

Die Blütenbildung der Gymnospermen.

Erstes Kapitel.

Die Blütengestaltung.

Als Blüten bezeichneten wir schon bei den Pteridophyten mit Sporophyllen besetzte Sprosse begrenzten Wachstums. Daß diese Wachstumsbegrenzung keine unabänderliche, sondern eine bei rechtzeitigem Eingreifen aufhebbare ist, wurde für Lycopodium, Selaginella und Equisetum nachgewiesen[1]); Durchwachsungen der Blüten kommen bei Selaginella-Arten auch „spontan" vor. Ein solches spontanes (d. h. unter uns derzeit nicht erkennbaren Bedingungen erfolgendes) Weiterwachsen der Blütenachsen findet sich als „abnorme" Erscheinung sogar bei Angiospermenblüten, bei denen es schon deshalb selten eintreten wird, weil der Blütenvegetationspunkt meist vom Gynaeceum ganz verbraucht wird.

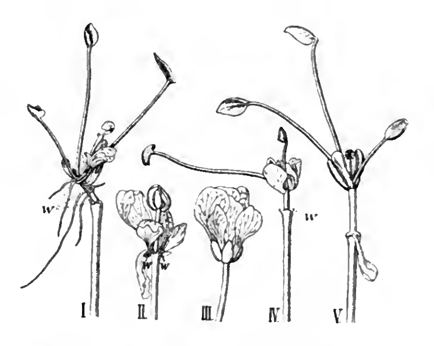


Fig. 1410. Cardamine pratensis fl. pl. *I* In einen vegetativen Sproß ausgewachsene Blüte (deren Blumenblätter abgefallen sind). *W*, *W* Wurzeln. *II*, *V* jüngere Stadien. In *IV* und *V* Laubblätter sichtbar.

Nur ein Fall sei angeführt, in welchem es regelmäßig eintritt. An manchen Standorten (häufig z. B. in der Umgebung Münchens) findet sich eine „gefüllt"blütige Form von Cardamine pratensis[2]), die ohne alle „Zuchtwahl" von seiten des Menschen entstanden ist. Sie bringt keinerlei Sporophylle mehr hervor, dagegen eine große Zahl von Blumenblättern. Später aber wächst die Blütenachse vegetativ weiter und bildet ein mit Laubblättern versehenes Sprößchen (Fig. 1410, *I*, *IV*, *V*), welches ebenso wie die blattbürtigen Sprosse dieser Pflanze als vegetatives Vermehrungsorgan dienen kann. Das ist für die Erhaltung dieser Form um so wichtiger, als sie keine Samen ausbildet. Daß nicht etwa das Unterbleiben der Sporophyllbildung das Weiterwachsen des Blütenvegetationspunktes veranlaßt, läßt sich daraus schließen, daß z. B. die ebenfalls „petalomane"[3]), d. h. eine

[1]) Vgl p. 324, 1087, 1092.

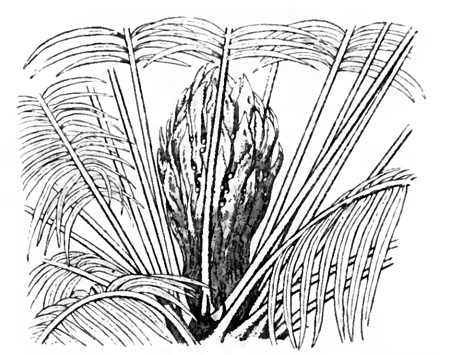
[2]) Vgl. GOEBEL, Zur Biologie von Cardamine pratensis, Biolog. Centralblatt (1906).

[3]) Bei Cardamine lassen sich, wie a. a. O. mitgeteilt ist, Rückschläge auf die einfach blühende Form herbeiführen.

Menge von Blumenblättern hervorbringende „gefüllte“ Form von Caltha palustris keine Durchwachsungen aufweist; auch gelang es nicht, solche künstlich herbeizuführen. Regelmäßig findet eine Durchwachsung statt in den weiblichen Blüten von Cycas (Fig. 1411 links).

§ 1. Allgemeines.

Die Makrosporophylle der Gattung Cycas stehen nicht (wie die Mikrosporophylle derselben Gattung und auch die Makrosporophylle aller anderen Cycadeen) an Sproßachsen begrenzten Wachstums, sondern treten im Wechsel mit Nieder- und Laubblättern auf (Fig. 1411). Aber anfangs stellt auch die weibliche Blüte von Cycas circinalis einen großen Zapfen dar. In diesem Stadium der Blütenbildung findet wahrscheinlich auch die Bestäubung der Makrosporangien (Samenanlagen) statt, welche in Fig. 1411 als kleine, am Rande der Sporophylle stehende Körper zu sehen sind. Später aber wächst die Sproßachse, welche die Sporophylle hervorgebracht hat, weiter und bildet neue Laubblätter, Niederblätter und



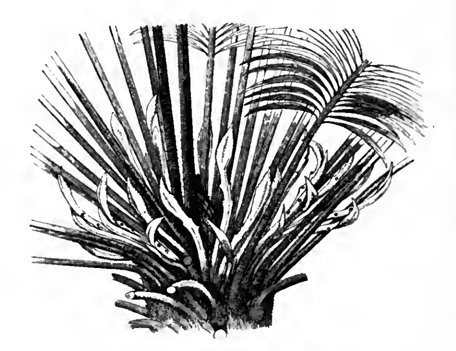


Fig. 1411. Cycas circinalis. Links Gipfel einer blühenden ♀ Pflanze mit Makrosporophyllen. Rechts dieselbe später. Die Blüte ist „durchwachsen“, oberhalb der Sporophylle ein Schopf von Laubblättern (von welchen nur die unteren Teile gezeichnet sind). Beide stark verkleinert.

Sporophylle. Dadurch stehen diese Makrosporophylle alle an gewöhnlichen vegetativen Achsen (welche durch die Sporophyllbildung keine Entwicklungshemmung erfahren haben), ähnlich etwa wie die Sporophylle von Farnen wie Onoclea Struthiopteris, die in periodischem Wechsel mit Laubblättern (von denen sie äußerlich stark abweichen) auftreten.

Es ist bezeichnend, daß auch die Makrosporophylle selbst bei Cycas sich, wie wir sehen werden, von den Laubblättern weniger stark unterscheiden, als bei anderen Cycadeen.

Man kann das merkwürdige, von dem aller anderen Cycadeen abweichende Verhalten der weiblichen „Blüten“ von Cycas entweder auffassen als ein ursprüngliches (d. h. von farnartigen Vorfahren überkommenes) oder als ein von der üblichen Zapfenform abgeleitetes, sozusagen als eine sekundär entstandene, aber zur Regel gewordene „Durchwachsung“, wie sie auch bei anderen Cycadeenblüten ausnahmsweise vorkommt[1]). Eine sichere Entscheidung läßt sich nicht treffen, aber man hat die erste An-

[1]) So z. B. bei Encephalartos villosus, vgl. Thiselton Dyer. Ann. of botany, Vol. XV, Pl. XXX, fig. 1.

nahme als die näher liegende betrachtet, zumal die Cycadeen ja auch sonst „primäre“ Merkmale in ihrem Blütenbau aufweisen.

§ 2. Allgemeines über Blütenbildung der Gymnospermen.

Schon das eben erwähnte Verhalten der weiblichen Blüten von Cycas deutet darauf hin, daß die Gestaltung der Gymnospermenblüten sich viel mehr der der Pteridophytenblüten anschließt, als das bei den Angiospermenblüten der Fall ist. Während man bei den letzteren lange brauchte, bis man sie als umgebildete Sprosse erkannte, die Staubblätter und Fruchtblätter als umgebildete Blätter (Sporophylle), tritt die Sproßnatur der Gymnospermenblüten meist ebenso hervor, als die Blattnatur der Sporophylle.

Die folgende Darstellung soll kurz [1]) erörtern, wie die Blütengestaltung der Gymnospermen zustande kommt und in welchen Beziehungen zur Bildung und Ausstreuung der Samen sie steht. Daß bei einer so alten Gruppe auch mancherlei Um- und Rückbildungen der Blüten stattgefunden haben werden, ist von vornherein zu vermuten. Dabei ist auch zu untersuchen, ob sich in den vier Gruppen, aus denen die Gymnospermen bestehen, gemeinsame Züge im Blütenaufbau erkennen lassen. Auch wenn das der Fall ist, werden wir daraus keine sicheren phylogenetischen Schlüsse ziehen können. Denn es ist auch möglich, daß diese Gruppen Endformen, die von verschiedenen Anfängen sich ableiten, darstellen, ohne daß sie selbst miteinander direkt verwandt sind.

Den einfachen, nicht mit einer besonderen Blütenhülle, aber zahlreichen Sporophyllen ausgestatteten Blüten der meisten Gymnospermen stehen als entgegengesetztes Ende der Reihe die Blüten der Gnetaceen gegenüber, denen eine Verringerung der Zahl der Sporophylle und eine von den sonstigen Knospenhüllen verschiedene Blütenhülle ein eigenartiges Gepräge gibt. Es wird sich aber zeigen, daß sie sich an Blütenformen, wie sie bei bestimmten Coniferen auftreten, anschließen lassen.

§ 3. Geschlechtsverteilung in den Blüten.

Die Gnetaceen sind auch dadurch merkwürdig, daß bei ihnen der einzige normale „Versuch“ eine Zwitterblüte zu bilden (bei Welwitschia ⚥) vorkommt. Es fragt sich, ob das etwas Ursprüngliches oder Abgeleitetes ist. Da bei allen anderen Gymnospermen männliche und weibliche Blüten gesondert sind, wird man zunächst letzteres annehmen. Aber die jetzige Trennung von männlichen und weiblichen Blüten (in monözischer und diözischer Verteilung) beweist nicht, daß das immer so war.

In den Blüten der lebenden heterosporen Pteridophyten sind jedenfalls Mikro- und Makrosporophylle gewöhnlich miteinander vereinigt. Wo sie getrennt sind (bei Selaginella treten zuweilen „männliche“ Blüten auf, p. 154), ist das sicher als von ursprünglichen Zwitterblüten abgeleitet zu betrachten.

Die männlichen Blüten von Welwitschia besitzen eine sterile (nicht mehr zur Samenbildung verwendete) Samenanlage. Man wird den Schluß, daß die Welwitschiablüten ursprünglich mit einer fertilen Samenanlage und

[1]) Die Anführung der umfangreichen Literatur muß aus räumlicher Rücksicht unterbleiben. Vgl. darüber COULTER and CHAMBERLAIN, Morphology of Gymnosperms und Lotsy, Vorlesungen über botan. Stammesgeschichte.

Staubblättern ausgerüstet waren, für berechtigt halten, obwohl die weiblichen Blüten keine Reste verkümmerter Mikrosporophylle aufweisen. Wenn man diese Annahme, d. h. die der ursprünglichen Zwitterigkeit auf die anderen Gymnospermenblüten ausdehnt, so ist das freilich eine auf sehr schmaler Grundlage ruhende Vermutung.

Immerhin lassen sich dafür noch andere Gründe anführen — wenn auch nur Analogiegründe. Nämlich

1. bei den Blüten der heterosporen Pteridophyten finden sich Makro- und Mikrosporangien (vgl. p. 151—154). — Allerdings können wir keine der rezenten Formen mit den Gymnospermen in nähere verwandtschaftliche Verbindung bringen. Doch liegt kein Grund vor gegen die Annahme, daß alle heterosporen Pteridophyten mit Blüten, welche Makro- und Mikrosporangien besaßen, ausgerüstet waren.

2. Bei den Angiospermen sind Zwitterblüten als ursprünglich zu betrachten, von denen sich die eingeschlechtlichen — welche zahlreiche Übergangsformen zu den Zwitterblüten zeigen — ableiten.

3. Zwitterblüten kommen auch bei Gymnospermen, namentlich Coniferen nicht selten als „Abnormitäten" zur Ausbildung [1]).

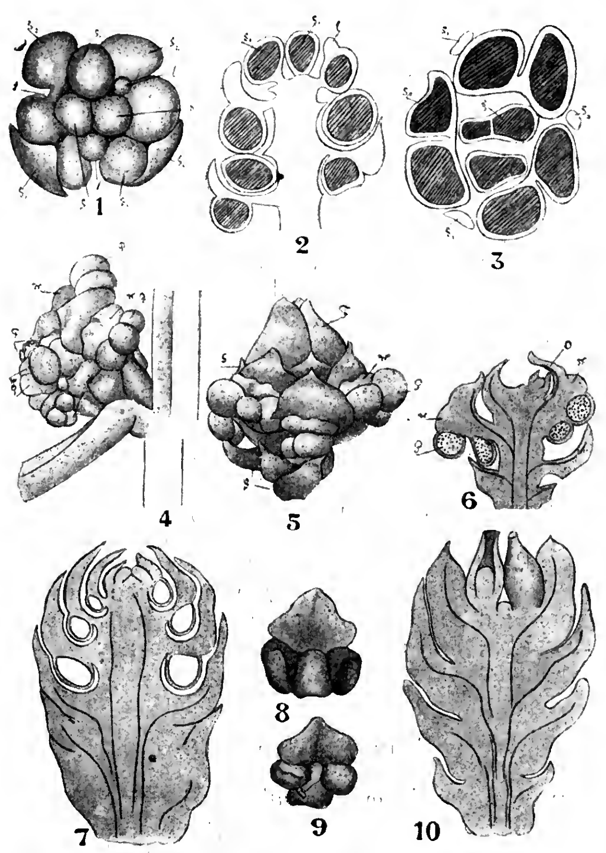


Fig. 1412. Fig. *4*, *5*, *6* Zwitterblüten von Juniperus communis nach O. Renner *7* Längsschnitt durch eine männliche, *10* durch eine weibliche Blüte. *8*, *9* Mikrosporophyll von außen und von innen.

Da diese auch sonst von erheblichem Interesse sind, mögen einige Beispiele angeführt werden. Anführung der Literatur soll auch hierbei nur insofern stattfinden, als es sich um eine Deutung des Beobachteten handelt.

[1]) Das sind natürlich alles keine zwingenden Gründe. Man könnte die Zwitterigkeit der Welwitschiablüten auch aus einer erblich gewordenen Mißbildung ableiten (vgl. p. 22 ff.) oder darauf hinweisen, daß eigentlich alle getrenntgeschlechtlichen Organismen Zwitter sind, in denen nur bald das männliche, bald das weibliche Geschlecht überwiegt, was in verschiedenem Grade auftreten kann.

§ 4. Abnorme Änderungen in der Geschlechtsverteilung.

1. Zwitterblüten von Pinus. Ich fand solche zu Hunderten an einem Exemplare [1]) von Pinus sp. (wahrscheinlich P. maritima). Die gegen die Zweigspitze zu stehenden männlichen Blüten waren an ihrer Spitze in weibliche übergegangen (vgl. Fig. 1413). An der Übergangsstelle fanden sich nicht selten Staubblätter, in deren Achsel eine rudimentäre Samenschuppe stand (*x* Fig. 1413). Eine derartige Blüte würde für phylogenetische Spekulationen als Typus einer sehr einfach gebauten zwitterigen Phanerogamenblüte dienen können, aus der sich durch „Reduktion", Verwachsung und Umbildung einzelner Teile so ziemlich alles ableiten läßt.

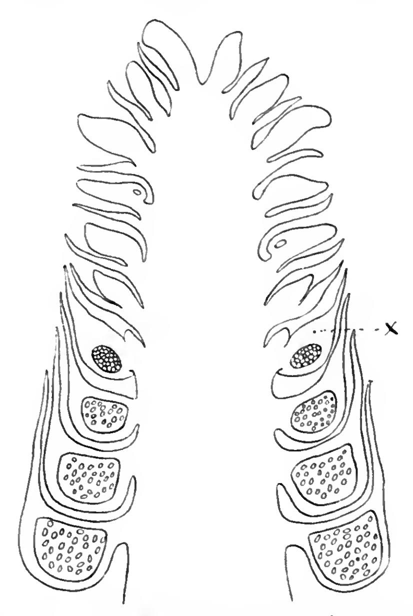


Fig. 1413. Längsschnitt durch eine androgyne Blüte von Pinus (maritima?). Unten Mikrosporophylle, oben Deckschuppen, in deren Achseln Samenschuppen sitzen. Indes kommen auch andere Verteilungsarten der beiderlei Sporophylle vor (s. u.). *x* Mikrosporophyll mit rudimentärer Samenschuppe in der Achsel. Vergr.

2. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß Zwitterblüten von Juniperus communis, die O. Renner fand, insofern mit denen von Pinus übereinstimmen als die Mikrosporophylle auch bei ihnen unterhalb der Makrosporangien - Deckschuppen standen (Fig. 1412, *4*, *5*, *6*). In beiden Fällen nahmen also die Makrosporangien tragenden Teile dieselbe Lage ein, die sie auch in den Blüten der Angiospermen haben und eine andere als in den Blüten von Selaginella. Aber es kommt auch die umgekehrte Anordnung vor.

3. Bei Picea alba beobachtete ich weibliche Blütenzapfen, die oben männlich wurden [2]). Diese zeigten, abgesehen von dem Auftreten von Mikrosporangien an den Deckschuppen auch noch andere merkwürdige Änderungen. Beim Übergang von dem weiblichen in den männlichen Teil war zunächst zu beobachten, daß die Samenschuppe sich öfters in 2 Teile mit je einer Samenanlage sonderte. Weiter oben trat die Samenschuppe mehr und mehr zurück. Sie wurde zu einer bloßen Anschwellung auf der Oberseite der Deckschuppe, an der aber noch (unvollständig ausgebildete) Samenanlagen auftraten — zuweilen nur in Einzahl. So entsprang z. B. in dem in Fig. 1414, *II* abgebildeten Falle eine Samenanlage aus dem kaum angeschwollenen Teil der Deckschuppe *D*. Da-

[1]) Bei Majori (zwischen Amalfi und Salerno, 1901). Die Verweiblichung trat auf jeweils im oberen Teile der Gesamtinflorescenzen (wenn man die mit männlichen Blüten besetzten Sproßteile so bezeichnen will).

[2]) Mohl, Über die männlichen Blüten der Coniferen, Vermischte Schriften p. 53. fand bei derselben Art weibliche Blütenkätzchen, die unten männlich wurden. Er fand auch (a. a. O. p. 54) Deckschuppen mit Anfängen, die „beinahe vermuten lassen", daß sie unvollständig ausgebildete Samenanlagen waren. Picea alba scheint zur Bildung von „Zwitterblüten" zu neigen

mit war etwa dasselbe Verhalten erreicht, das sich normal in den weiblichen Blütenzapfen einer Dammara findet. Es ist wohl anzunehmen, daß bei Picea in diesem Falle die Entwicklung der Samenschuppe sehr frühzeitig gehemmt, trotzdem aber (an ihrem Einen Rande) noch eine (unvollständig bleibende) Samenanlage angelegt wurde (vgl. die später dargestellte Entwicklungsgeschichte der Samenanlage). Wenn die Ausbildung der Samenschuppe ganz unterbleibt (trotzdem aber noch Baumaterial für Mikro- und Makrosporangien vorhanden ist), dann werden die Deckschuppen zu Mikrosporophyllen, die an der Basis sehr häufig noch verkümmerte Samenanlagen (kenntlich an der Integumentbildung) tragen. Und zwar an ihrem Rande, während die Mikrosporangien auf der Unterseite standen. Das wurde öfters beobachtet (Fig. 1414, *I*). Der von Mohl „beinahe vermutete", von anderen als unmöglich bezeichnete Fall, daß ein und dasselbe Blatt Mikro- und Makrosporangien (letztere freilich nur in verkümmerter Ausbildung) trage, kommt also wirklich vor. Es handelte sich dabei um einfache, von Einem Leitbündel durchzogene, den Deckschuppen entsprechende Sporophylle — von der Samenschuppe war an ihnen im fertigen Zustand nichts mehr zu sehen. Von anderen Abnormitäten, die dabei auftraten, sei nur eine noch angeführt, die, daß mehrmals die Samenanlagen zur Mikrosporenbildung verwendet wurden (Fig. 1414, *III*). Es fanden sich also im Nucellus statt der Makrospore eine größere Anzahl (nicht zur vollständigen Entwicklung gelangte) Mikrosporen, die aber mit Flugblasen usw. versehen waren. Es waren das also Übergangsbildungen, bei denen die Mikrosporenbildung statt in Mikrosporangien (auf der Unterseite von Deckschuppen) in den Makrosporangien stattfand — die „Vermännlichung" der weiblichen Blüten hat also an einem anderen Orte eingesetzt, als für gewöhnlich.

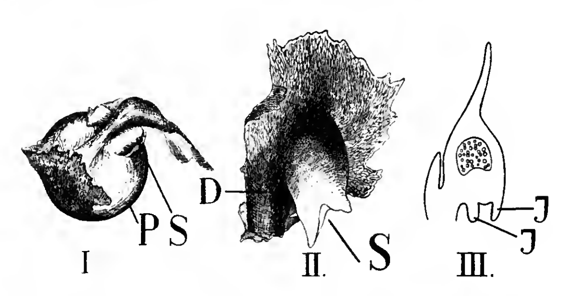


Fig. 1414. Picea alba. Abnorme Ausbildung in androgynen Zapfen. *I* Deckschuppe, welche zum Mikrosporophyll ausgebildet ist (mit zwei Mikrosporangien *P*), aber seitlich zwei rudimentäre Samenanlagen *S* trägt. *II* Makrosporangium *S* auf einer Deckschuppe *D*, die Samenschuppe nur durch eine Anschwellung an der Basis angedeutet. *III* Längsschnitt durch ein Makrosporangium (mit Integument *J*), das in seinem Innern Mikrosporen erzeugt hat.

Auf andere Abnormitäten[1]) möchte ich nicht eingehen. Es kommt hier nur in Betracht, was diese Abnormitäten lehren.

Zunächst ergibt sich aus ihnen, daß die sexuelle Differenzierung innerhalb der getrenntgeschlechtlichen Blüten umschlagen kann. Es können sowohl männliche Blüten weiblich als weibliche Blüten männlich werden.

Dann zeigt sich, daß die „Deckschuppen" der weiblichen Blütenzapfen leicht zu Mikrosporophyllen werden, daß Mikrosporen auch in mit Integument und Mikropyle ausgestatteten Makrosporangien auftreten können,

---

[1]) So waren z. B. statt der Integumentanlagen zuweilen flügelförmige Auswüchse vorhanden.

daß die Samenschuppen starke Reduktion erfahren und daß die Makrosporangien, wenn auch in unvollständiger Ausbildung, schließlich an den Deckschuppen stehen. Das ist, wie man sieht, nur eine Zusammenfassung der Beobachtungen. Aus ihnen weitergehende Schlüsse für die Deutung der normalen Gestaltung der weiblichen Blütenzapfen zu ziehen, scheint mir sehr gewagt. Wer es tun will, würde wohl zu dem Ergebnis kommen, daß die Deckschuppen der weiblichen Blütenzapfen Sporophyllen homolog sind und daß die Samenschuppen deren basale Anschwellung darstellen. Wenn man aber bedenkt, daß auch die Makrosporangien zu Mikrosporangien werden können und sich erinnert, daß bei einigen Hieracien die Makrosporenbildung statt im Makrosporangium (dem „Nucellus") im Integument oder im Stiel der Samenanlagen vor sich gehen kann, so wird man mit Schlüssen, die sich auf Organverlagerungen stützen, wohl sehr vorsichtig sein. Um solche Organverlagerungen, die an sich sehr interessant, aber für Schlüsse auf das normale Verhalten kaum verwertbar sind, handelt es sich aber im vorliegenden Falle.

§ 5. Die Stellung der männlichen und der weiblichen Gymnospermenblüten am Sprofs.

Bei den Cycadeen sind anscheinend männliche und weibliche Blüten terminal an der Sproßachse, also beide in gleicher Stellung. Bei den Coniferen dagegen treten zwar nicht überall, aber doch vielfach Verschiedenheiten ein. Auf die morphologische Deutung der männlichen und der weiblichen Blütenzapfen ist hier noch nicht einzugehen, wir bezeichnen zunächst auch die weiblichen Blütenzapfen als „Blüten". Die Verschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Blüten sind einerseits morphologische (betreffs ihrer Anordnung am Sproß), andererseits solche der Lage zum Horizont.

1. Diejenigen Pinaceen, welche wie Pinus eine deutliche Verschiedenheit zwischen Lang- und Kurztrieben aufweisen, zeigen normal[1]) die männlichen Blüten an Stelle der Kurz-, die weiblichen an Stelle der Langtriebe. Bei Larix, wo Lang- und Kurztriebe nicht scharf getrennt sind, war eine Verschiedenheit in der Anordnung beider Blüten nicht wahrnehmbar. Doch tritt auch hier die allgemeine Regel hervor, daß die männlichen Blüten viel zahlreicher sind, als die weiblichen.

Morphologische Schlüsse aus der Tatsache zu ziehen, daß bei Pinus die weiblichen Blütenzapfen an Stelle von Langtrieben, die männlichen an der von Kurztrieben stehen, dürfte nicht berechtigt sein. Denn es handelt sich dabei um eine auch bei anderen (nicht mit Kurztrieben versehenen) Coniferen wahrnehmbare physiologische Beeinflussung, die, daß die weiblichen Blütenzapfen an den besser ernährten Teilen des Baumes stehen. Das zeigt sich auch bei anderen Gattungen. Bei Picea alba z. B. stehen die männlichen Blüten an den äußeren, unteren Zweigen teils an Stelle von Seitensprossen, teils (aber nur an schwach ausgebildeten Zweigen) auch terminal. Die weiblichen Blütenzapfen aber stehen meist an dem in der Ernährung bevorzugten Gipfelteil des Baumes, in derselben Anordnung wie die männlichen. Kausal ist das bedingt durch eine stärkere Anhäufung organischer Baustoffe in diesem Teile.

[1]) Ausnahmsweise können z. B. bei Pinus silvestris auch weibliche Blütenzapfen an Stelle der Kurztriebe auftreten.

Diese kommt natürlich auch den heranreifenden Samen zugute. Jüngere und schlechternährte Bäume haben oft nur männliche Blüten. Die Begünstigung in der Ernährung wird namentlich für die weiblichen Blüten von Bedeutung sein, welche eine große Anzahl von Samen hervorbringen, wie dies z. B. bei den Abietineen der Fall ist. In den kleinen Zapfen von Larix und denen der Cupressineen tritt eine Verschiedenheit in der Stellung gegenüber den männlichen Blüten ebensowenig hervor wie in den weiblichen Blüten von Taxus, welche nur Einen Samen auszubilden haben.

Daß die Lage an den Zweigspitzen und in den Gipfelteilen der Bäume (z. B. bei Abies) auch für die — durch den Wind erfolgende — Bestäubung von Bedeutung ist, sei gleichfalls erwähnt.

2. Was die Lage betrifft[1]), so ist diese entweder vom Aufblühen bis zur Fruchtreife dieselbe oder sie ändert sich nach der Bestäubung. Es kommen hierbei selbst innerhalb Einer Gruppe Verschiedenheiten vor. Bei den Abietineen z. B. sind die weiblichen Blütenzapfen zur Zeit der Bestäubung alle negativ geotropisch aufgerichtet. Diese Stellung behalten sie bei Abies und Larix bei, bei Picea und Pinus wird nach der Bestäubung eine (aktive) Abwärtskrümmung ausgeführt. Es geschieht das schon ein Jahr vor der Samenreife. Gewöhnlich bringt man die Verschiedenheit damit in Zusammenhang, daß bei abwärts gerichteten Zapfen die Entleerung der Samen leichter eintreten könne, als bei aufgerichteten. Bei Abies lösen die Samenschuppen sich bei der Reife von der Zapfenspindel los, die Samen gelangen dadurch ins Freie — bei Larix bleiben sie stehen. Bei Abies stehen die weiblichen Blütenzapfen mitten auf der Oberseite der horizontalen Gipfeläste, während vegetative Seitenknospen auf diesen amphitroph verzweigten Ästen nur selten und dann in kümmerlicher Ausbildung aufzutreten pflegen. Daß auch auf der freien Oberseite radiäre Ausbildung der Seitenknospen möglich ist, zeigen die durch Melampsorella caryophyllacearum verursachten Hexenbesen. Die p. 447 hervorgehobenen Beziehungen zwischen radiärer Ausbildung und Ernährung treten deutlich hervor. Man kann die weiblichen Blütenknospen frühzeitig auch schon durch ihre massige Ausbildung erkennen. Die männlichen Blüten dagegen stehen ebenso wie bei Cephalotaxus (Fig. 451) auf der Unterseite (Schattenseite) der Zweige. Sie behalten ihre nach abwärts gerichtete Lage auch bei, während die von Picea sich negativ geotropisch aufrichten. Es wird bei Besprechung der Mikrosporangien zu erörtern sein, in welcher Beziehung diese Verschiedenheit zur Pollenentleerung steht. — Bei Larix sind die männlichen Blüten positiv, die weiblichen negativ geotropisch.

Auch bei Taxus sind die männlichen Blüten nach unten gekehrt, nur an hängenden Zweigen traf ich sie ringsum verteilt, eine Tatsache, die für die a. a. O. vom Verf. geäußerte Auffassung spricht, daß es sich um eine Lichtwirkung handelt, wofür auch angeführt werden kann, daß die weiblichen Blüten an den stärkst beleuchteten Teilen der Bäume auftreten. Während eine einseitige Verteilung der Blüten durch Lichteinfluß auch für eine Anzahl Kakteen nachgewiesen wurde (p. 479), nehmen wir also für die weiblichen und die männlichen Blüten einiger Coniferen eine entgegengesetzte Beeinflussung durch das Licht an.

Merkwürdig ist das Verhalten von Taxus.

[1]) Vgl. Goebel, Über die Pollentleerung bei einigen Gymnospermen, Flora 91 (1902) p. 237.

Die (nur mit Einer Samenanlage versehenen) weiblichen Taxusblüten sind (ebenso wie die männlichen) nach unten gerichtet. Dadurch kommt auch die Mikropyle der Samenanlage nach unten, eine Stellung, welche die Samenanlagen der Podocarpeen, Araucariaceen und Pinaceen (nur auf andere Weise) gleichfalls annehmen. Ob dieser Lage der Mikropyle eine besondere Bedeutung zukommt, ist unklar. Man könnte das bejahen, falls etwa die Mikrosporen spezifisch leichter sind als der von der Mikropyle ausgeschiedene Bestäubungstropfen, in welchem sie aufsteigen würden. Aber wir wissen nicht, ob bei den Cupressineen mit aufrechten Makrosporangien das Umgekehrte stattfindet — auch Mikrosporen, welche im Bestäubungstropfen nicht herabsinken, können übrigens mit diesem, z. B. wenn er eintrocknet oder kapillar angesogen wird, in die Mikropyle hineingelangen. Man kann auch an einen „Schutz“ des Bestäubungstropfens (gegen Regen usw.) durch die Lage der Mikropyle nach unten denken. Aber wir wissen darüber ebensowenig etwas Sicheres als darüber, ob äußere Einwirkungen für die Richtung der Blütensprosse dem Taxus maßgebend sind [1]).

§ 6. **Cycadeen-Blüten.**

Die Blütenbildung der Cycadeen ist deshalb eine besonders einfache, weil bei ihnen folgende Gestaltungsverhältnisse deutlich hervortreten:

1. Die Tatsache, daß die Mikrosporangien sowohl wie die Makrosporangien (wenn auch in verschiedener Anordnung) wie bei den Farnen und anderen Pteridophyten zweifellos an Sporophyllen stehen.
2. Die Homologie zwischen Mikro- und Makrosporophyllen.
3. Die Beziehungen dieser zu den Laubblättern.
4. Der Zusammenhang zwischen Gestalt und Funktion der Blüten.

Was zunächst die Gesamtgestaltung der Blüten anbelangt, so sind sie oft riesige Dimensionen erreichende Kolben, mit Ausnahme der weiblichen Blüten von Cycas, wo es, wie erwähnt, zur Bildung scharf abgegrenzter Blüten gar nicht kommt, sondern die Makrosporophylle an derselben Sproßachse auftreten, die nachher wieder Laub- und Niederblätter bildet. Mit der bedeutenden Größe (ein mir vorliegender männlicher Blütenzapfen von Encephalartos tomentosus hat eine Länge von 65 cm) hängt es auch zusammen, daß derartige Blütenzapfen meist nur in längeren Zwischenräumen gebildet werden.

Bei den meisten Gattungen ist Ein terminaler Blütenzapfen vorhanden. Bei Zamia treten zuweilen 6—7 kurz hintereinander auf; auch Encephalartosarten haben meist mehrere Blüten. Chamberlain erwähnt Enceph. Frederici Guilelmi, bei welchem 7 weibliche Blüten um eine Terminalknospe herumstanden. In diesem Falle schließen die Blüten (mit Ausnahme der ersten) offenbar Seitenachsen ab, die sonst bei Cycadeen sich nicht entwickeln. In besonders großer Zahl (mehr als 50) treten die männlichen Blütenkolben bei Macrozamia Moorei [2]) auf, die Anordnung der Blüten stimmt dann im wesentlichen überein mit der bei der fossilen Gattung Cycadoïdea.

Bei den Zapfenblüten ist bemerkenswert, daß die obersten und

[1]) Schumann (Über die weibl. Blüten der Coniferen, Verh. des Bot. Ver. Brandenburg 54 (1902)) will aus Beobachtungen an Taxus baccata var. fastigiata schließen, daß die Lage eine „erblich fixierte, zweckmäßige Einrichtung“ sei. Mir scheinen seine Beobachtungen nicht beweisend.

[2]) Ch. Chamberlain, Macrozamia Moorei, A connecting link between living and fossil Cycads. Bot. gazette, Vol. LV, 1912.

untersten Sporophylle vielfach steril sind. Sie sind aber nicht nutzlos, sondern dienen im Knospenstadium der Blüte zum Abschluß nach oben und nach unten, letzteres in ganz ähnlicher Weise, wie dies für die Equisetumblüten hervorgehoben wurde. Daß gerade die mittleren Teile eines Organes begrenzten Wachstums am besten ernährt werden, ist übrigens eine verbreitete Erscheinung — auch bei den Blättern mancher Cycadeen sind die untersten Fiedern verkümmert, die mittleren am meisten gefördert. Alle Übergänge von sterilen zu fertilen Sporophyllen fand ich z. B. an den männlichen Blüten von Ceratozamia.

Es sei zunächst die Gestaltung der Sporophylle kurz geschildert, um daran die Erörterung einiger allgemeiner Fragen anzuknüpfen.

A. Makrosporophylle. Hier läßt sich eine ziemlich lückenlose Reihe aufstellen.

Am Anfang stehen die, welche in ihrer Gestalt den gefiederten Laubblättern noch am nächsten stehen, am Ende die, welche am weitesten von den letzteren abweichen. Die Stellung der Makrosporangien (Samenanlagen) ist überall randständig (wenn man von dem ganzen Blatte ausgeht). Die Makrosporophylle von Cycas revoluta sind zwar kleiner als die Laubblätter, zeigen aber an ihrem Ende noch ziemlich lange Fiederrudimente und gleichen auch sonst, namentlich dadurch, daß sie sehr flach und langgestreckt sind, den Laubblättern. Schon bei C. circinalis sind die Fiedern nur noch als Zähne angedeutet. Ob die Samenanlagen, die hier noch in größerer als der sonst herrschenden Zweizahl auftreten, je an Stelle eines Fiederblättchens stehen, wird sich nur durch Verfolgung der bisher noch unbekannten Entwicklungsgeschichte ermitteln lassen. Einstweilen kann man die Annahme, daß es so ist, als eine wahrscheinliche bezeichnen. Es würden sich damit im wesentlichen dieselben Stellungsverhältnisse ergeben wie wir sie für Ginkgo und die Coniferen nachzuweisen versuchen werden. Die Cycasmakrosporophylle [1]) sind also von den Laubblättern weniger stark verschieden und beteiligen sich auch nicht am Schutz der heranreifenden Samen. Das kann mit den folgenden Verhältnissen in Beziehung gebracht werden.



Fig. 1415. Makrosporophyll, von Cycas revoluta, verkl. nach Sachs.

Die Sporophylle stehen nicht wie bei den Zapfenblüten der übrigen Cycadeen an einer verhältnismäßig (d. h. im Vergleich mit der vegetativen) dünnen Sproßachse, sondern an der dicken vegetativen Achse. Sie bilden einen viel massigeren Schopf. Durch ihre bedeutendere Längenentwicklung sind sie trotzdem imstande, die Samenanlagen in der Jugend zu decken. Der obere Teil der Sporophylle ohne Samenanlagen bilden den Abschluß der mächtigen Blütenknospe nach oben (Fig. 1411).

Die Samen erreichen bei der Gattung Cycas die bedeutendste Größe. Sie in der Weise zu schützen, wie es bei andern Cycadeen durch die Gestaltveränderung des schuppenförmigen Sporophylls geschieht, würde bei der Art, wie die Makrosporophylle angeordnet sind, kaum möglich sein. Bei den andern Cycadeen erfahren die Makrosporophylle nämlich

[1]) Bei C. Normanbyana ist die Zahl der Makrosporangien auf zwei verringert.

im Laufe der Entwicklung eine, wie gezeigt werden soll, der Vergrößerung der Samenanlagen entsprechende Gestaltveränderung. Bei Cycas ist aber die Samenschale stärker entwickelt als bei anderen Gattungen.

An Cycas schließt sich — auch in der äußeren Gestalt der Blüten — Dioon am nächsten an: die Fruchtblätter sind noch flach und zeigen noch (Fig. 1416, *L*) eine Spreitenanlage, sowie an der Basis je eine (zuweilen wohl auch zwei) rudimentär gebliebene Fiedern.

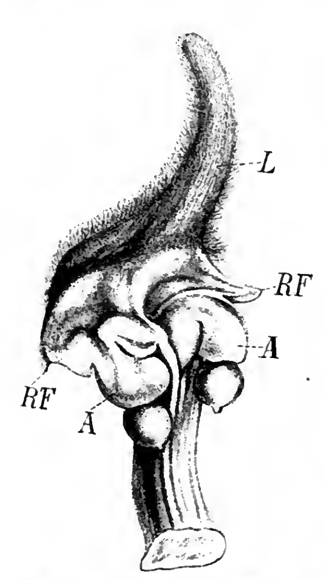


Fig. 1416. Dioon edule, Makrosporophyll (verkl.). *L* Lamina, *RF* reduzierte Fiedern, *A* Anschwellung des Sporophylls unterhalb der Samenanlagen, die Mikropyle der letzteren ist in der Figur nach unten gekehrt.

Bei den übrigen Gattungen ist die Spreite der Makrosporophylle sehr reduziert. Bei Ceratozamia sind aber noch zwei Fiederrudimente vorhanden [1]). Als solche betrachte ich die beiden „Hörner" der Sporophylle. Diese sind ursprünglich weich und liegen bei der jungen Blüte der Außenfläche der Sporophylle an, später stehen

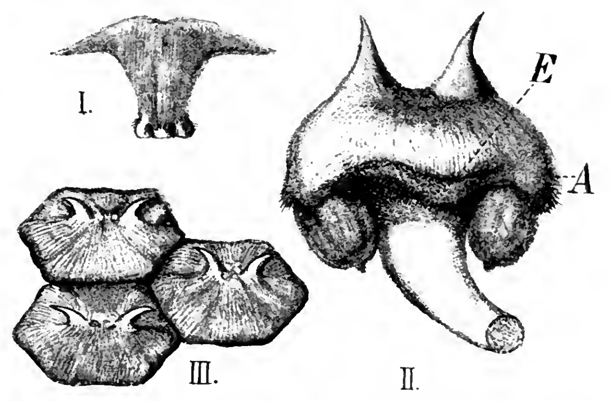


Fig. 1417. Ceratozamia robusta. *I* Junges, noch flaches Sporophyll, rechts und links von dem noch sehr kurzen Stiele je ein Makrosporangium (Samenanlage). *II* Älteres Sporophyll, das schon schildförmig wird durch die oben und unten auftretende Wucherung *E*, *A* Anschwellung unter der Samenanlage. *III* Außenansicht dreier Sporophylle.

sie ab und gestalten sich zu harten, stechenden Gebilden, welche vielleicht als mechanischer Schutz der Blüte in Betracht kommen.

Die Sporophylle selbst sind ursprünglich flach (Fig. 1417, *I*) und zeigen kaum die Andeutung eines Stieles. Später, wenn die Makrosporangien größer werden, treten Veränderungen ein, welche gestatten, daß die Sporophylle auch jetzt noch ein schützendes Dach bilden. Zunächst erhalten sie durch Streckung ihres schmäleren Basalteiles einen Stil (Fig. 1417 *II*). Außerdem tritt auf der Oberseite und Unterseite eine Verdickung auf (*E* Fig. 1417, *II*), welche die Gestalt der Sporophylle der Schildform nähert. Wir sehen also einen Vorgang, der bei Equisetum u. a. v o r d e r B i l d u n g der Sporangien stattfindet, hier in einem viel späteren Zeitpunkt eintreten. Fig. 1417, *III* zeigt, wie die schildförmige Ausbreitung der Sporophylle einen Panzer nach außen bildet. Die Dornen scheinen auf die Außenfläche des Schildes gerückt und sind wohl auch deshalb — meines Wissens — bisher nicht als rudimentäre Fiedern be-

[1]) Gelegentlich treten auch mehr als zwei auf.

trachtet werden. Ob bzw. wie die Gestaltung der Sporophylle zur Bestäubung in Beziehung steht, ist nicht bekannt.

Die übrigen Arten haben Makrosporophylle, welche sich von denen von Ceratozamia wesentlich nur dadurch unterscheiden, daß auch die letzten Spuren rudimentärer Fiedern wegfallen (Fig. 1418, *4*). Bei Stangeria paradoxa fand Lang [1]) die Makrosporangien auf der Unterseite der Sporophylls, was insofern von Interesse ist, als hier vielleicht im Verlauf der Entwicklung eine Verschiebung von randständiger Stellung auf die Unterseite eingetreten ist (ähnlich wie bei Schizaea und anderen Farnen), die bei den Mikrosporangien nicht mehr wahrnehmbar ist.

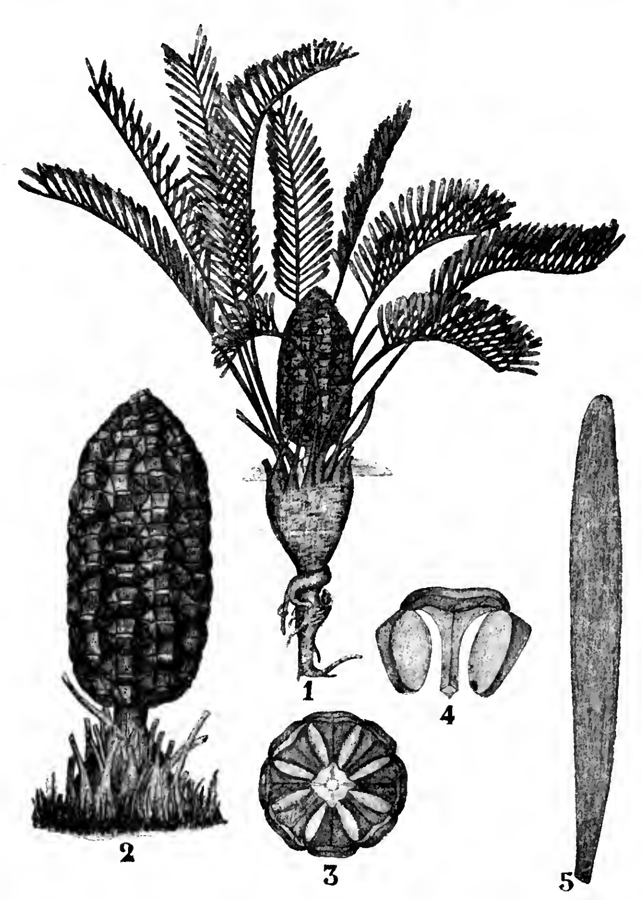


Fig. 1418. Zamia floridana nach Wieland. *1* ♀ Pflanze 6 Monate vor der Befruchtung (verkl.). *2* weibliche Blüte weniger stark verkl. *4* Makrosporophyll.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Lage der Mikropyle der Samenanlagen in den Zapfenblüten eine andere ist, als in denen von Cycas. An deren Sporophyllen sind die Mikropylen nach außen gekehrt, bei den Zapfenblüten nach innen, gegen die Blütenachse hin. Das wiederholt sich bei den Zapfenblüten der Abietineen und bedingt offenbar eine Änderung im letzten Akt der Bestäubung gegenüber den freiliegenden Samenanlagen.

2. Mikrosporophylle. Diese sind einförmiger gestaltet, als die Makrosporophylle. Überall stellen sie breite (bei Zamia z. B. sich der Schildform nähernde) Schuppen dar, die bei Ceratozamia noch rudimentäre Fiedern aufweisen (wie bei den Makrosporophyllen). Die Mikrosporangien, welche viel kleiner sind als die Makrosporangien, stehen

[1]) W. H. Lang, Studies in the development and Morphology of Cycadean Sporangia, Ann. of botany XIV (1900 p 282). Die Abbildung Pl. XVII Fig. 1 läßt die Stellung der Makrosporangien nicht zweifellos erkennen, die jüngsten Stadien sind nicht bekannt.

auf der Unterseite bei manchen deutlich in Gruppen (Sori) angeordnet (Fig. 1419) (wie schon Mohl annahm). Sie öffnen sich mit je einem nach außen (unten) gerichteten Längsspalt.

Die Verschiedenheit in der Gestaltung von Mikro- und Makrosporophyllen tritt also namentlich auch hervor in der Zahl und Stellung der Sporangien. Es ist klar, daß auf der Unterseite der Mikrosporophylle mehr Sporangien Raum finden, als auf den Rändern. Man könnte also — auf Grund der Anschauung, daß Makro- und Mikrosporophylle ursprünglich gleich gestaltet gewesen seien — als Ausgangspunkt konstruieren Sporophylle mit randständigen Sporangien. Bei den Makrosporangien Reduktion auf meist zwei, bei den Mikrosporangien Vermehrung der Zahl und „Hinabrücken" auf die Unterseite. Ob die (mir nicht aus eigener Anschauung bekannte) Staubblattbildung von Zamia Skinneri, deren „Pollensäcke" fast ganz nach den Rändern geschoben sind [1]), als Stütze für diese Vermutung betrachtet werden kann, bleibe dahingestellt. Übrigens wiederholt sich dieselbe Verschiedenheit in anderen Verwandtschaftskreisen.

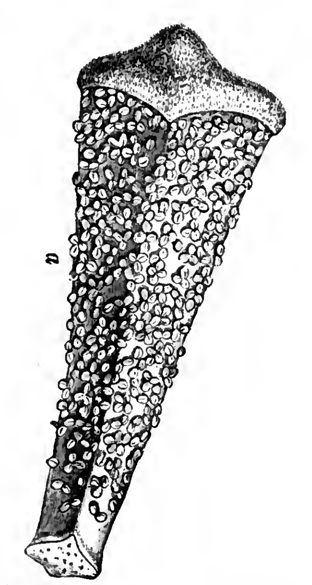


Fig. 1419. Cycas circinalis, Staubblatt von unten nach Richard.

Daß sowohl die Makro- als die Mikrosporangien in den Blütenzapfen durch die Sporophylle gedeckt heranreifen, ergibt sich aus ihrer oben geschilderten Lage. Es ist dieselbe Erscheinung, wie etwa in einer Equisetumblüte. Eine Indusienbildung um die Mikrosporangiensori werden wir weder aus morphologischen noch aus ökologischen Gründen erwarten können: alle Samenpflanzen gehören, wie später darzulegen sein wird zu den Eusporangiaten (p. 1185) kein lebender eusporangiater Pteridophyt aber hat ein Indusium. Außerdem sind ja die Sporangien von den Sporophyllen gedeckt. Ebenso braucht kaum bemerkt zu werden, daß für die Pollenentleerung und für die Bestäubung der Samenanlagen dasselbe Mittel wie in einer Equisetumblüte zu erwarten ist: Auseinanderrücken der Sporophylle durch Streckung der Internodien der Blütenachse.

An einem männlichen Blütenzapfen von Encephalartos waren 404 Sporophylle, auf einzelnen beliebig herausgegriffenen davon 607—624 Mikrosporangien. Wenn man diese Zahl als maßgebend annimmt, so würde ein großer männlicher Blütenkolben etwa 240000 Mikrosporangien tragen, von denen jedes eine große Zahl von Mikrosporen enthält [2]).

Bei Dioon edule gibt Chamberlain die durchschnittliche Zahl der Mikrosporen in einem Sporangium auf 30000 an, nach Chr. Smith beträgt die Zahl für Encephalartos villosus 26000, Ceratozamia mexicana 8000, Zamia floridana 5—600. Man kann also die Zahl der Mikrosporen in dem angeführten Encephalartosblütenkolben auf etwa 7 Milliarden schätzen.

---

[1]) Vermutlich ist eher eine Verringerung in der Zahl eingetreten.

[2]) Bei Ceratozamia mexicana waren an einem 53 cm langen Blütenkolben 1085 Mikrosporophylle vorhanden.

Da die weiblichen Blütenzapfen weniger Sporophylle und an diesen nur je zwei Makrosporangien enthalten, so liegt eine ungeheuere Überproduktion von Mikrosporen vor, wie sie ja auch bei anderen windblütigen Pflanzen, wenngleich vielleicht in geringerem Maße sich findet. Das ist natürlich nur möglich bei Pflanzen, denen Assimilate so reichlich zur Verfügung stehen, daß es auf ein Mehr oder Weniger in der Sporenbildung nicht ankommt.

Auch sonst hat man bei den großen männlichen Blütenzapfen der Cycadeen zunächst den Eindruck, daß sie — falls es nur auf die Hervorbringung von Mikrosporen abgesehen ist — mit einer großen Materialverschwendung aufgebaut sind, ebenso etwa wie die Fruchtkörper vieler

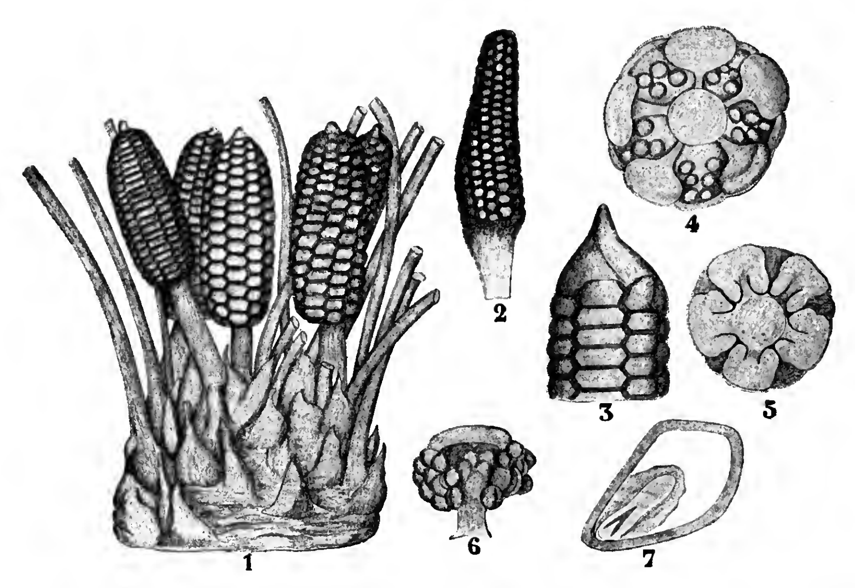


Fig. 1420. Zamia floridana nach WIELAND. *1* ♂ Pflanze mit 5 männlichen Blüten verkl. *3* Spitze einer ♂ Blüte.

Hutpilze. Bei den weiblichen Blütenzapfen mögen die Sporophylle auch zur Ablagerung von Reservestoffen dienen, die später in die Samen übergehen. Bei den männlichen steht die Entwicklung von Wärme [1]) vielleicht mit der Bestäubung im Zusammenhang. Einerseits könnte die höhere Temperatur der Blütenkolben Luftströmungen bedingen, welche die Pollenverstäubung erleichtern, andererseits könnten Tiere dadurch zum Besuch der männlichen und weiblichen Blütenkolben veranlaßt werden, und so die Mikrosporen übertragen — von einer regelmäßig eintretenden Insektenbestäubung wird man aber bei keiner Cycadee sprechen können. Pollensammelnde Insekten besuchen übrigens auch windblütige Angiospermen wie Cannabis, Acer Negundo u. a. Bei letzterer Pflanze z. B. findet man an den „hängenden“ männlichen Blütenständen oft massenhaft Bienen.

[1]) Vgl. G. KRAUS, Über die Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen and Araceen. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XIII, 2, p. 217.

§ 7. Männliche Blüten der Ginkgoaceen und Coniferen.

Wenn bei diesen Gruppen die Mikrosporophyllstände vorangestellt werden, so ist das darin begründet, daß ihre Gestaltungsverhältnisse — im Gegensatz zu denen der weiblichen — einfach und klar liegen. Wie die der Cycadeen bestehen sie nur aus Blütenachse und Mikrosporophyllen.

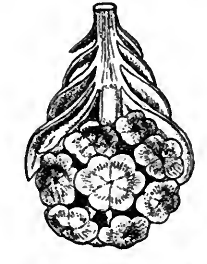


Fig. 1421. Taxus baccata. Männliche Blüte mit schildförmigen Mikrosporophyllen n. RICHARD. Schwach vergr.

Bei diesen handelt es sich einerseits um die Gestalt, andererseits um die Zahl und Anordnung der Mikrosporangien, welche sie hervorbringen. Überall sehen wir ebenso wie bei den Cycadeen die Sporangien in den jungen Blüten zwischen den Sporophyllen geborgen. Aber es geschieht dies in verschiedener Art.

Bei Taxus (Fig. 1421) und den Cupressineen sind die Sporophylle schildförmig — bei letzteren deutlich hypopeltat (p. 1373). Der Auswuchs der Blattunterseite ist aber meist weniger entwickelt als der Spreitenteil des Sporophylls. Dieser bedingt im Knospenstadium selbst bei Ginkgo, wo er nur wenig entwickelt ist, den Verschluß (Fig. 1422, *4*) bei Taxus gehen die Sporangien rings um das schildförmige Sporophyll herum und hängen in ihrem oberen Teile miteinander zusammen. Bei allen anderen stehen sie wie bei den Cycadeen auf der Unterseite des Sporophylls.

Der Versuch, die Mikrosporophylle von Taxus als die Urform zu

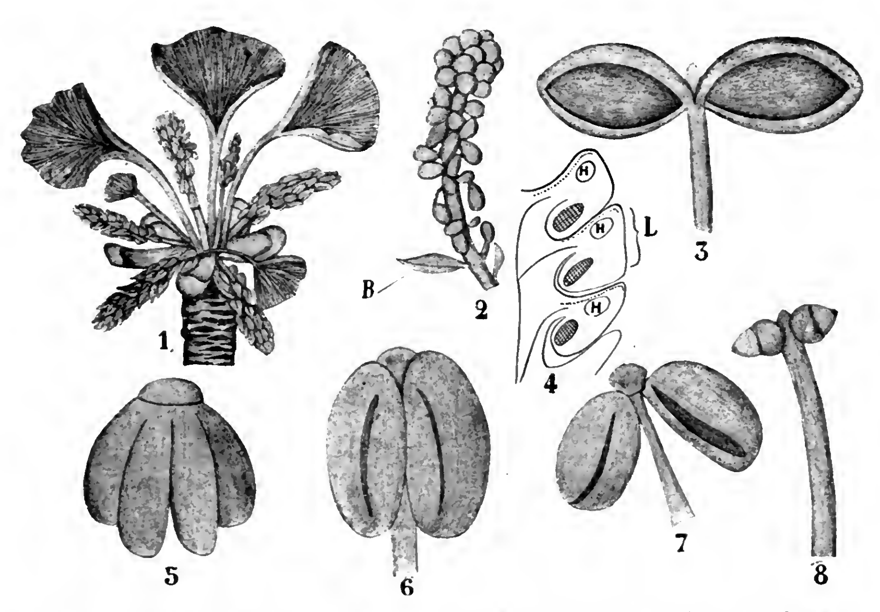


Fig. 1422. Ginkgo biloba. *1* Kurztrieb mit männlichen Blüten in den Blattachseln (nach v. WETTSTEIN). *2* Männliche Blüte mit einem Schuppenblatt *B* an Stelle eines Mikrosporophylls. *3* Mikrosporophyll mit geöffneten um 90° gedrehten Sporangien. *4* Teil eines Längsschnittes durch eine junge männliche Blüte. *5* Sporophyll mit ausnahmsweise 4 Sporangien. *6—7* Normale Sporophylle. *7* Geöffnete Sporangien schon in Drehung begriffen. *8* Weibliche Blüte. *2*, *3*, *5* nach SEWARD. *6—8* nach RICHARD. Bezüglich der Offnungbewegung vgl. Flora 91 (1902) p. 252.

betrachten, von der sich die anderen ableiten (vgl. p. 1091) ruht auf unsicheren Annahmen. Man kann auch von den Sporophyllen ausgehen, welche noch deutlich in ihrer Gestalt mit den Schuppenblättern übereinstimmen und von diesem die schildförmigen ableiten. Jedenfalls tritt der Blattcharakter der Sporophylle bei allen anderen Gattungen mehr hervor, als bei Taxus.

Die Zahl der Pollensäcke ist bei den einzelnen Gruppen, wenngleich nicht immer, eine annähernd konstante. Am niedersten ist sie bei den Abietineen (zwei), Taxus hat 5—8, die Araucarien besitzen eine große Anzahl, die Cupressineen 4—2. (Fig. 1412, *8*, *9*.)

Man wird, namentlich im Hinblick auf die Cycadeen geneigt sein, die mit einer größeren Anzahl von Mikrosporangien ausgestatteten Sporophylle als die ursprünglicheren zu betrachten, die Minderzahl als durch Reduktion entstanden. Daß solche Reduktionen innerhalb ein und derselben Blüte tatsächlich vorkommen, wird unten an einem auffallenden Beispiel zu erörtern sein. Es steht also nichts im Wege, auch im phylogenetischen Sinne eine Verringerung der Mikrosporangien anzunehmen. Die Reduktion in der Zahl der Sporangien braucht natürlich noch nicht mit einer Verringerung der Sporenzahl verbunden zu sein, da sie durch eine Vergrößerung der einzelnen Sporangien aufgewogen werden kann. Sicher sind z. B. in den zwei langen Sporangien von Ginkgo mehr Sporen vorhanden als in den drei fast kugeligen von Juniperus.

Die Gestalt der Mikrosporangien stimmt bei den Cycadeen noch mit der ganz überein, welche bei den Pteridophyten die verbreitetste ist. Bei den Gingkoaceen und Coniferen ist sie eine mannigfaltigere. Die Abweichungen von dem Typus des kurzgestielten, annähernd keulenförmigen oder mehr kugeligen Sporangientypus (den die Cupressineen noch aufweisen) erfolgten nach zwei Richtungen: bei den Araucarien und Ginkgo haben sich die Sporangien zu langen, von der Unterseite der Sporophylle herabhängenden Säcken gestreckt, bei den Pinaceen sind die zwei Sporangien sozusagen der Länge nach mit dem Sporophyll verschmolzen. Wenn man sich in Fig. 1422, *6* die Trennung zwischen dem oberen Teil der Sporangien und dem Sporophyll wegdenkt, würde man so ziemlich ein Mikrosporophyll von Abies oder Pinus mit langgestreckten Pollensäcken auf der Unterseite erhalten. Das ist natürlich nur ein Vergleich, nicht eine Darstellung des Entwicklungsvorganges.

Oben wurde angeführt, daß innerhalb ein und derselben männlichen Blüte Reduktionen in der Zahl der Mikrosporangien eintreten können. Als Beispiel sollen die Blüten der Cupressineen angeführt werden.

Die Sporophylle sind in 2- oder 3zähligen Wirteln angeordnet (Fig. 1412, *7*). Bei Cupressus funebris ist die Zahl der Mikrosporangien in der mittleren Region der Blüten eine größere, sie betrug dort bei den untersuchten Blüten bis zu 6. Die beiden obersten hatten eine sehr reduzierte Blattfläche und nur zwei Sporangien. Gelegentlich trat noch eine weitere Reduktion ein, wie sie bei Juniperus communis in der 1. Aufl., d. B. nachgewiesen wurde. Die Staubblätter stehen hier in dreizähligen Quirlen. Deren „typische“ Form (Fig. 1412, *8*, *9*) ist bekannt genug[1]),

---

[1]) Celakovsky hebt ausdrücklich hervor, daß alle Staubblätter der Coniferen über den Pollenfächern noch einen vegetativen Endteil besitzen, der den Staubblättern der Gnetaceen abgeht (Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen, Engler's Bot. Jahrb., 24. Bd., 2. Heft, 1897). Ebenso erklärt derselbe Autor in seiner Schrift, „Die Gymnospermen“ p 115 zwischen den Antheren der Coniferen und Gnetaceen bestehe eine bedeutende morphologische Verschiedenheit, „denn die Antheren der Coniferen tragen ihre Pollensäckchen nicht terminal, sondern sublateral, und es ist immer ein vegetativer

das Staubblatt ist mit einer schuppenförmigen Spreite versehen. Es trägt auf seiner Unterseite 3—4 Mikrosporangien, die Spreite des Mikrosporophylls hat die oben angegebene Funktion. Im oberen Teil der Blüte sehen wir zwei Erscheinungen eintreten: 1. es wird die Sporophyllspreite reduziert; 2. es verringert sich die Zahl der Mikrosporangien.

Erstere Erscheinung ist teleologisch leicht verständlich: im oberen Teil der Blütenknospe ist das zu schützende Areal viel kleiner, als weiter unten, es wird hier der Schutz außerdem von den Spreiten der tiefer stehenden Staubblattanlagen mitübernommen. Die Ursache der Erscheinung ist, daß die Vorgänge, welche schließlich zur Einstellung des Wachstums der ganzen Blüte führen, nicht auf einmal, sondern allmählich eintreten. Es handelt sich um eine Entwicklungshemmung. Fig. 1423, *I* zeigt eine der Entfaltung ganz nahe (mit fertigen Mikrosporangien versehene) Blüte von oben. Der zweite Sporophyllwirtel von oben (st_2) zeigt Sporophylle mit je nur zwei Pollensäcken, die anscheinend s e i t l i c h am Staubblatt stehen, also denen von Abies, Pinus usw. gleichen, die Lamina *l* ist sehr reduziert. In dem Maße wie sie breiter wird, tritt ein drittes oder viertes Sporangium hinzu. Wir sehen also den oben für die Cycadeen-Staubblätter hypothetisch angenommenen Vorgang hier innerhalb ein und derselben Blüte auftreten. Es ergibt sich ferner, daß zwischen der Staubblattgestaltung der Cupressineen und Abietineen viel weniger Verschiedenheit besteht, als man man zunächst annehmen würde. Die beiden Sporangien eines solchen Staubblattes findet man (offenbar im Zusammenhang mit der Reduktion der Spreite) zuweilen miteinander vereinigt.

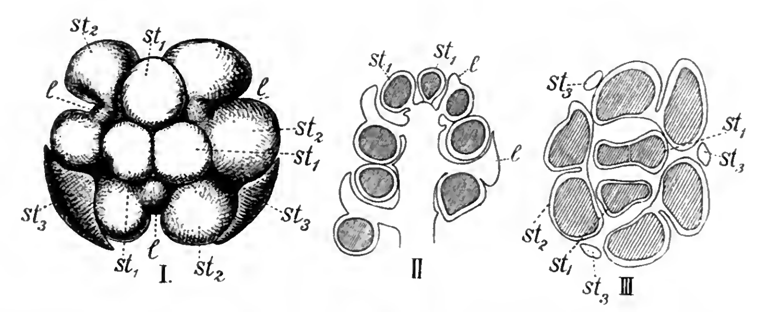


Fig. 1423. Juniperus communis. *I* Oberansicht der Spitze einer männlichen Blüte. Der oberste Staubblattwirtel (st_1) ersetzt durch drei Sporangien. Der zweite Staubblattwirtel (st_2) zeigt an den Staubblättern je zwei Mikrosporangien und die Andeutung einer Lamina (*l*). Vom dritten Staubblattwirtel sind nur die Spitzen der Lamina zweier Staubblätter (st_3) gezeichnet. Sie hatten je drei (nicht sichtbare) Sporangien. *II* Längsschnitt, *III* Querschnitt durch eine ähnliche männliche Blüte, in *III* zwei Sporangien miteinander verschmolzen. (Schwach vergr.)

W e i t e r n a c h o b e n f i n d e n s i c h s t a t t d e r S p o r o p h y l l e a m E n d e d e r B l ü t e n a c h s e e i n z e l n e S p o r a n g i e n (st_1 Fig. 1423). Kein Zweifel, daß sie aus einer Reduktion des Sporophylls hervorgegangen sind (wie schon die Übergangsformen zeigen). Aber diese Reduktion ist

terminaler Teil über ihnen entwickelt, die Crista oder das Schildchen, welche zwar auch stark verkümmern kann, wie bei Ginkgo und noch mehr bei Torreya, ohne daß damit die . . . . . Pollensäckchen jemals terminal würden". Ich glaube oben nachgewiesen zu haben, daß das letztere bei Juniperus oft eintritt.

oft eine so gründliche, daß im wesentlichen nur ein Sporangium übrig bleibt. Die Entwicklungsgeschichte würde ohne Zweifel zeigen, daß das Sporophyll hier nicht ganz geschwunden ist. Ihm gehört offenbar an der untere, stielartige Teil des Sporangiums, welchen man ohne Kenntnis der Übergangsformen wohl nur als Sporangienstiel betrachten würde. Ein solcher findet sich aber an den auf der Unterseite der Staubblätter sitzenden Mikrosporangien nicht.

Der Nachweis der (ohne alles Hypothesenwerk zu verfolgenden) Tatsache, daß ein Sporophyll im wesentlichen auf ein Sporangium reduziert sein kann, scheint mir von erheblichem Interesse. Nicht nur ist er von Wichtigkeit für das Verständnis der Staubblattbildung bei den Gnetaceen, es gewinnt auch für die unten zu besprechenden Makrosporophylle die Annahme einer weitgehenden Reduktion eine aus der Beobachtung, nicht aus der bloßen Vergleichung geschöpfte Grundlage, die freilich nur zu einem Analogieschluß reicht. Diejenigen, welche die Sporophylle aus einem teilweisen Sterilwerden der Sporangien hervorgehen lassen, werden Juniperus — wenn sie die Schrift nicht von unten nach oben, sondern umgekehrt lesen — als Beispiel für das Zustandekommen des von ihnen angenommenen Vorganges benutzen können. Indes ist darauf hinzuweisen, daß man bei allen solchen Vergleichen auf schwankenden Grund gerät. Dies zeigt z. B. die Tatsache, daß bei Juniperus zwei der letzten Sporangien gelegentlich miteinander sich vereinigen. In Fig. 1423, *III* ist ein Querschnitt durch die Spitze einer männlichen Blüte abgebildet, der nur zwei Sporangien von ungleicher Größe am Ende einer Blüte zeigte. Am Grunde des größeren fand sich aber, wie die Verfolgung der Schnittserien ergab, eine rudimentäre, ganz kurz bleibende Scheidewand, welche zeigt, daß hier eigentlich zwei miteinander verschmolzene Sporangien vorliegen (die Scheidewand ist durch Punktierung angedeutet). Man kann also mit einiger Phantasie die drei Sporangien aus Spaltung eines einzigen und schließlich die ganze Blüte aus einem Sporangium durch „fortschreitende Sterilisierung“, „Amplifikation“ usw. ableiten. Hier wie in anderen Fällen dürfte aber die nächstliegende Aufgabe nicht die phylogenetische Verwertung der geschilderten Erscheinung, sondern die Feststellung der Bedingungen, unter denen sie auftritt, sein.

§ 8. Weibliche Blüten. Allgemeines.

Über die morphologische Deutung der weiblichen Blüten hat sich eine umfangreiche Literatur angesammelt — ohne daß es bis jetzt gelungen wäre zu einer allgemein anerkannten Auffassung zu gelangen. Die alten oft erörterten Streitfragen hier nochmals zu besprechen ist nicht erforderlich. Es mögen also zunächst nur einige allgemeinere Beziehungen hervorgehoben werden, die unsere Auffassung beeinflussen können.

1. Zunächst zeigt eine Betrachtung der weiblichen Blüten der Coniferen, daß eine bedeutende Verschiedenheit gegenüber denen der Cycadeen darin liegt, daß die Makrosporangien bei vielen nicht an deutlich als solche erkennbaren Makrosporophyllen auftreten. Sie stehen bei Ginkgo auf einem kurzen axillaren Träger, an welchem keine Sporophylle zu sehen sind (Fig. 1422, 8), in den Blütenzapfen der Abietineen auf axillären Samenschuppen (welche man zwar zum Teile als Auswüchse der Deckschuppen betrachtet hat, die aber jedenfalls nicht ohne weiteres als Blattgebilde betrachtet werden können), bei den Cupressineen auf einer nicht besonders ausgegliederten axillaren Erhebung, bei Taxus am Ende eines beblätterten Sprößchens. Solche Fälle lassen es fraglich erscheinen, ob

dann, wenn die Samenanlagen wirklich auf einem Makrosporophyll zu entspringen scheinen (wie z. B. bei Dammara), nicht ein abgeleitetes Verhalten vorliegt.

2. Das Verhalten der gelegentlich auftretenden hermaphroditen Blüten (Fig. 1412) weist darauf hin, daß bei den Pinaceen die „Deckschuppe" mit den Mikrosporophyllen nach Stellung und Anordnung übereinstimmt.

3. Die Analogie mit den Cycadeen und den Pteridophyten legt nahe anzunehmen, daß auch bei den Coniferen Makro- und Mikrosporangien gleichen Ursprung hatten. Da die Mikrosporangien deutlich blattbürtig sind, aber, wie wir bei Juniperus sahen, die Sporophylle bis auf den „Stiel" des Mikrosporangiums reduziert werden können, so ist es bis zum Beweis des Gegenteils berechtigt, einen solchen Vorgang auch für die Makrosporophylle als möglich anzunehmen, bei denen er freilich in viel größerer Ausdehnung eingetreten sein müßte. Also wenn die Makrosporangien ohne Sporophyll auftreten, so kann dieses bis auf einen kleinen Rest als verkümmert betrachtet werden [1]).

Dazu kommt, daß z. B. bei Ginkgo die weiblichen Blüten deutlich in ihrer Stellung und ihrem Aufbau mit den männlichen übereinstimmen. Da in den letzteren Sporophylle, wenngleich in stark verringerter Ausbildung vorhanden sind, werden wir auch in den weiblichen Blüten „Sporophyllreste" erwarten dürfen.

4. „Vergrünungen" und andere Mißbildungen, welche man zur Deutung der weiblichen Blüten oft herangezogen hat, können phylogenetischen Schlüssen nicht zur Grundlage dienen. Vielmehr ist, wie p. 328 ausgeführt wurde, bei der Untersuchung der Mißbildungen die erste Aufgabe die, ihr Zustandekommen auf Grund der Kenntnis der normalen Entwicklung festzustellen — nicht umgekehrt. Das ist freilich oft mit Schwierigkeiten verknüpft.

Wenn z. B. an Stelle einer Samenschuppe einer Abietinee ein vegetativer Sproß auftritt, so wissen wir zunächst nicht mit Sicherheit, ob dieser wirklich aus der „Anlage der Samenschuppe" hervorgeht, oder eine Neubildung ist. Aber nehmen wir selbst das erstere an, so zeigt es nur, daß die Samenschuppen-Anlage auf frühen Entwicklungsstufen zur Sproßentwicklung umgestimmt werden kann, nicht aber, daß sie im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung aus der Reduktion eines Sprosses hervorgegangen ist. Das wäre nur dann anzunehmen, wenn wir fossile oder lebende Formen kennen würden, die wirklich derartige axilläre, mit Samenschuppen zweifellos homologe Blüten besitzen.

5. Der Gefäßbündelverlauf kann hier ebensowenig wie in andern Fällen bei der Beurteilung morphologischer Fragen den Ausschlag geben. er richtet sich nach der Gestaltung, nicht die Gestaltung nach ihm.

6. Ob die Ginkgoaceen-Coniferen eine einheitliche Gruppe sind, ist fraglich. Aber es ist im Interesse unserer Denk-Ökonomie notwendig, zu versuchen, ob sich in dieser Gruppe nicht ein einheitliches Bild der weiblichen Blüten gewinnen läßt. Ein solcher Versuch wird einen mehr oder minder subjektiven Charakter tragen, weil die Grundlagen für einen Beweis fehlen und man auf Analogieschlüsse angewiesen ist.

Außerdem ist zu bemerken: die meisten Deutungen gehen aus von einer scharfen Trennung von „Achsenorganen" und „Blattorganen". Wir sahen aber früher schon (p. 116 ff.), daß sich keineswegs immer eine solche

---

[1]) Man kann natürlich auch die Mikrosporangien als ursprünglich achsenbürtig betrachten und annehmen, bei ihnen sei die Entwicklung eines blattartigen Trägers erst später eingetreten. Aber darauf kann hier nicht eingegangen werden.

Trennung durchführen läßt. Es ist möglich, daß phylogenetisch die Sporangienbildung der Blattbildung voranging und sich schon deshalb die Beziehungen zu Blatt- und Achsenorganen nicht überall gleich gestalteten.

Aber solche Möglichkeiten zu erörtern liegen außerhalb unserer Aufgabe. Wir haben uns zu halten an die bei den lebenden Formen wahrnehmbaren Gestaltungsverhältnisse und zu versuchen, auf Grund dieser uns in der Mannigfaltigkeit zurechtzufinden. Es mag also von den verschiedenen Anschauungen über die Blütengestaltung der Coniferen Eine hier zugrunde gelegt werden, die, welche annimmt, daß bei der Reihe Ginkgoaceen — Coniferen — Gnetaceen — die Makrosporophylle meist so stark reduziert sind, daß sie vielfach äußerlich gar nicht mehr hervortreten. Dafür spricht auch die zweifellose Verwandtschaft von Ginkgo mit den Cycadeen, die sich ausspricht in der Gestalt der Spermatozoiden, im Bau des Archegoniums und der Ausbildung der Samenschale. Ist eine solche Verwandtschaft vorhanden, so erscheinen sowohl die männlichen als die weiblichen Blüten von Ginkgo denen der Cycadeen gegenüber als stark rückgebildet. Es ist nicht zu verwundern, wenn bei den Coniferen Rückbildungen in noch höherem Maße auftreten.

7. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß in der Gestaltung der weiblichen Blüten eine große Mannigfaltigkeit herrscht. Nun sind die hierhergehörigen Pflanzen alle Windblütler d. h. die Mikrosporen werden durch Luftströmungen auf die Makrosporangien übertragen. Wenn man für die insektenblütigen Angiospermen teilweise behauptet hat, die verschiedenen Blütenformen seien durch die Insekten „gezüchtet“ worden (eine Anschauung, auf deren Unhaltbarkeit später hinzuweisen sein wird), so kann man doch bei den Gymnospermenblüten die Mannigfaltigkeit der Blütenformen nicht auf die Mannigfaltigkeit der Bestäubungseinrichtungen oder der Samenverbreitung zurückführen.

Wir sehen ferner einen Zusammenhang zwischen der Verbreitung der Samen und der Blütenbildung insofern, als die Verbreitung durch Tiere (veranlaßt durch fleischige Samenschalen, Arillus usw.) im allgemeinen nur bei wenigsamigen Blüten vorkommt, während die Samen, die in größerer Zahl in den Zapfen gebildet werden, meist durch den Wind verbreitet werden. Man kann auch, da die Blütezeit eine kurze ist, verstehen, daß Einrichtungen zum Auffangen der Pollens, wie sie die Zapfenblüten der Abietineen besitzen, recht zweckmäßig sein werden. Aber die Mannigfaltigkeit der Bestäubungseinrichtungen läßt sich als Anpassungserscheinung meiner Ansicht nach nicht verstehen. Sie kann nicht durch den Wind „gezüchtet“ worden sein, sondern entstammt, dem was wir bildlich als „Gestaltungstrieb“ bezeichnen und zeigt uns wie ein und dieselbe „Aufgabe“ auf verschiedene Weise gelöst werden kann.

§ 9. Die weiblichen Blüten der Ginkgoaceen.

1. Die männlichen wie die weiblichen Blüten stehen an Kurztrieben. Cycadeen, wie Zamia, die wiederholt Blütenzapfen bilden, gegenüber (am Ende von Seitenzweigen, welche außerdem nur noch wenige Blätter hervorbringen) ist der Unterschied kein so großer, wie er zunächst erscheinen könnte.

Wie diese ist Ginkgo diöcisch, eine Anordnung, die vielleicht durch Eingeschlechtigwerden von Zwitterblüten eingetreten ist. Eine — rein hypothetische — Darstellung davon wäre z. B. folgende. An einer Blütenachse befinden sich unten Mikro-, oben Makrosporophylle. Erstere sind — wenn man die Hypothese weiter verfolgt — in den weiblichen Blüten

vollständig verkümmert und die Makrosporophylle sind auf eine wenig hervortretende Anschwellung unterhalb der Makrosporangien reduziert. Gewöhnlich sind nur zwei Makrosporangien vorhanden (Fig. 1424 *c*), nicht selten auch eine größere Zahl. (Fig. 1424 *h*.) Sind es zwei, so steht je eines rechts und eines links an der dünnen Blütenachse, eine Anordnung, die von Interesse ist für die Ableitung der Abietineenblütenbildung.

Wenn die Makrosporangien (wie z. B. in Fig. 1424 *h*) gestielt erscheinen, würde der Stiel, ebenso wie wir das für die Juniperus-Mikrosporangien nachweisen konnten, den unteren Teil eines Sporophylls dar-

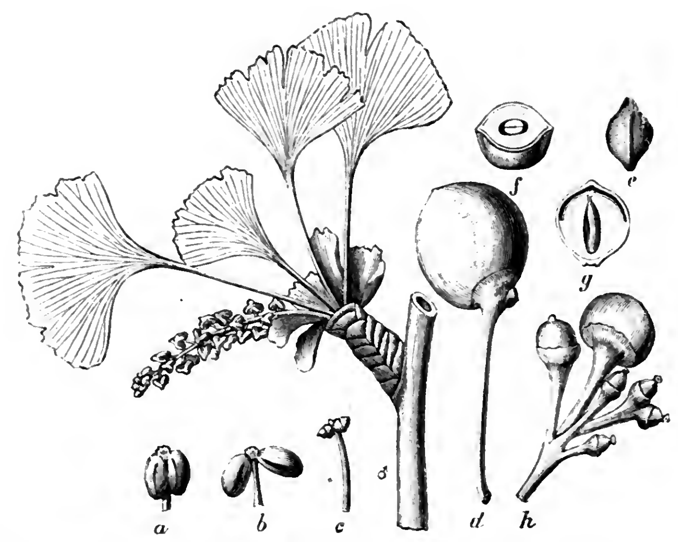


Fig. 1424. Ginkgo biloba. In der Mitte Kurztrieb mit männlicher Blüte. *a*, *b* Staubblätter, *c* weibliche Blüte, *d* dieselbe mit Samen, *e* Steinkern eines Samens, *f* Querschnitt, *g* Längsschnitt durch den Samen, *h* Blüte mit zahlreichen Samenanlagen (nach RICHARD).

stellen, an welchem das Makrosporangium terminal ist. Auch bei den männlichen Ginkgoblüten ist ja, wie wir sahen, das Sporophyll sehr reduziert. Die Makrosporangien stehen also ganz frei. Da auch die Laubblätter viel kleiner sind, als die der Cycadeen, kann trotz der Kleinheit der weiblichen Blüten die Bestäubung leicht erfolgen. Die Samen werden hier besonders groß (vgl. Fig. 1424 *d*) und haben, ähnlich wie die der Cycadeen, eine fleischige Außen-, eine harte Innenschicht ihrer Samenschale; die kragenartige Anschwellung an der Basis der Makrosporangien mag der bei Cycadeen (hier aber einseitig) an der Makrosporangienbasis entstehenden Wucherung des Sporophylls zu vergleichen sein.

Merkwürdige Mißbildungen bei Ginkgo sind von FUJI beschrieben worden[1]). Sie mögen, was die Makrosporangien betrifft, an der Hand der Abbildungen (Fig. 1425) kurz erwähnt werden.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die Mißbildungen an Kurztrieben sich befanden, an denen eine Überproduktion von Makrosporangien stattfand: auch

[1]) K. FUJI, On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of Ginkgo biloba L. Botanic. Magazine Tokyo, Vol. X, 1896. Das Material, nach welchem die Angaben im Text gemacht sind, verdanke ich Herrn Prof. FUJI.

an den normalen Blüten waren nicht zwei, sondern bis zu neun vorhanden. Damit dürfte es zusammenhängen, daß auch die Laubblätter der Kurztriebe Makrosporangien trugen, die aber in der Mehrzahl offenbar nicht normal weiter entwicklungsfähig waren, namentlich nicht dann, wenn sie in größerer Anzahl an einem Blatte (dessen Spreite dann entsprechend reduziert war) auftreten (Fig. 1425, *I*).

Fig. 1425. Ginkgo biloba. 2 Laubblätter mit (unvollständig ausgebildeten) randständigen Makrosporangien *M*. Das mit *I* bezeichnete Laubblatt ist stärker verändert als das mit *II* bezeichnete, welches nur Ein (durch den rechts davon stehenden Blattlappen teilweise verdecktes) Makrosporangium trägt.

Hervorzuheben sind vor allem zwei Tatsachen: einmal die, daß die Makrosporangien an diesen mehr oder minder zu Sporophyllen umgebildeten Laubblättern alle randständig waren, wie bei den Sporophyllen der Cycadeen. Man kann wohl annehmen, daß sie am Ende eines Blattnerven sich befinden, und jeder Blattnerv entspricht hier wie bei den Farnen einer „potentiellen“ Blattfieder (vgl. p. 1045). Sodann, daß die Anschwellung unterhalb der Makrosporangien bei vielen deutlich in die Blattfläche überging, bzw. sich zu einem Teil der Blattfläche entwickelte. Man kann das zur Unterstützung der oben vertretenen Auffassung anführen, daß die cupulaförmige Anschwellung unterhalb der normalen Makrosporangien dem Rest der Makrosporophylle angehöre, der an seinem Ende ein Makrosporangium trägt. Aber phylogenetische Schlüsse lassen sich auch aus diesen Mißbildungen nicht mit irgendwelcher Sicherheit ziehen. Vielmehr können wir nur sagen, daß diese abnormen Sporophylle dadurch zustande kamen, daß die Bildung der Makrosporangien in ein späteres Stadium der Blattentwicklung verlegt wurde, so daß die Makrosporangien nicht wie bei der normalen Blüte als Abschluß der ganzen Sporophyllanlage, sondern am Ende eines der Blattnerven auftraten.

§ 10. Die weiblichen Blüten der Coniferen.

Die nachfolgende Darstellung[1]) soll die Frage erörtern, ob in der Mannigfaltigkeit der Gestaltung der weiblichen Blüten der Coniferen doch ein gemeinsamer Ausgangspunkt oder, wenn man will, eine gemeinsame „Entwicklungstendenz“ (was natürlich nur ein bildlicher Ausdruck ist) oder ein „Sinn“ sich erkennen läßt. Man wird einen solchen Versuch für einen berechtigten halten dann, wenn er gestattet, die Tatsachen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen, ohne daß Widersprüche gegen die Entwicklungsgeschichte, die abnormen Umbildungen und die vergleichende Betrachtung sich ergeben. Daß die Fragestellung, von der ausgegangen wurde, nicht ganz unfruchtbar ist, dürfte daraus hervorgehen, daß die darauf begründete Vermutung, daß die Entwicklungsgeschichte

[1]) Sie soll nur des Verf. derzeitige Auffassung wiedergeben ohne Anspruch auf Originalität.

der Abietineen-Fruchtschuppe bis jetzt unvollständig untersucht und deshalb unrichtig aufgefaßt wurde, sich als richtig erwies: die tatsächlich beobachtete Entwicklung stimmte mit der theoretisch, nicht aber mit der bisher angenommenen überein.

Wir gehen aus von der für Ginkgo als häufigste Gestaltung der weiblichen Blüten bezeichneten, also der, daß an einem Stiel in der Achsel eines Blattes sich rechts und links ein Makrosporangium befindet, an welchem das Sporophyll durch eine basale Anschwellung angedeutet ist.

Vergleichen wir damit zunächst die Blütenbildung der Abietineen. Die Blütenzapfen bestehen aus der Zapfenachse (die in der Jugend zur Stoffspeicherung verwendet wird) und den „Deckschuppen", deren jede in ihrer Achsel eine „Samenschuppe" mit zwei Makrosporangien (Samenanlagen) trägt. Eine fertige Samenschuppe einer Abietinee und eine fertige weibliche Blüte von Ginkgo sehen recht verschieden aus. Aber, wenn wir die häufigste Form der letzteren (die mit zwei Makrosporangien) in ihrem Jugendzustand (Fig. 1426, *I*) mit einer jungen Samenschuppe von Abies, Picea oder Pinus vergleichen (Fig. 1426, *III*) so finden wir eine große Ähnlichkeit.

Zunächst entspringt die Samenschuppe in der Achsel eines Deckblattes (*D*) (der Deckschuppe) ebenso wie eine Ginkgoblüte blattachselständig ist. Es beteiligt sich an dem Aufbau der jungen Samenschuppe auch Gewebe der Sproßachse. Man könnte zwar den blattbürtigen Ursprung der Samenschuppe retten durch die Annahme, daß die Blattanlage den Sproßvegetationspunkt auch nach oben hin berinde (vgl.

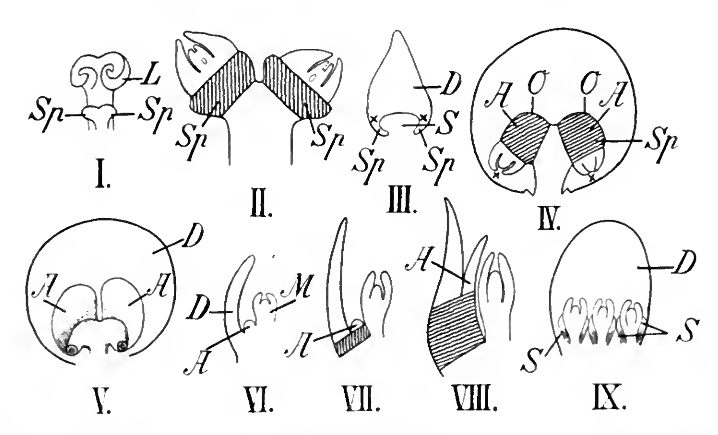


Fig. 1426. Schematische Darstellung der weiblichen Blüten von Ginkgoaceen und einigen Coniferen. *I* Ginkgo, junges Laubblatt (*L*) mit einer weiblichen Blüte in der Achsel, an dieser zwei Sporophylle *Sp*, die je ein terminales Makrosporangium hervorbringen. *II* Längsschnitt durch eine weibliche Blüte mit zwei Samenanlagen. Die „Sporophyllreste" (*Sp*) sind schraffiert, sie entwickeln sich nicht weiter. *III* Deckschuppe (*D*) und junge „Samenschuppe" *S* von Abies pectinata an den mit *x* bezeichneten Enden der Sporophyllreste *Sp* entwickelt sich (wie bei Ginkgo) je ein Makrosporangium. *IV* Schema einer älteren Samenschuppe im Längsschnitt. Die nach oben ausgewachsenen Sporophyllreste sind schraffiert; in der Mitte ist ein Stück weiß gelassen. *V* Schema der Samenschuppenbildung (weiter fortgeschritten als in Fig. *IV* in Ansicht von der Zapfenachse her. *A* Auswüchse der Sporophyllreste, welche hier getrennt (in Wirklichkeit aber miteinander im Zusammenhang) sind. *VI* Längsschnitt durch einen Teil eines jungen Cryptomeriazapfens. *M* Junges Makrosporangium. *A* Sporophyllauswuchs, *D* Deckschuppe. *VII* und *VIII* ältere Stadien. Die dem Sporophyllauswuchs und der Deckschuppe gemeinsame Zone schraffiert. *IX* Schematische Innenansicht einer Deckschuppe (*D*) eines Cupressineenzapfens. Die 3 Makrosporangien haben auf der Außenseite je einen Auswuchs (*S*) gebildet.

p. 1321 und betr. Selaginella p. 1085). Aber das wäre doch eine künstliche Konstruktion; zweifellos gleicht die Entstehung der Samenschuppe der eines Achselsprosses. Später erscheint die junge Samenschuppe als ein fast die ganze Breite der Deckschuppenbasis einnehmender parallel der Deckschuppe gestreckter Wulst von embryonalem Gewebe (Fig. 1427, *I*). Rechts und links an diesem Wulst bildet sich — ebenso wie bei Ginkgo — ein Auswuchs (vgl. Fig. 1426, *I* und Fig. 1428, *I*) den wir wie bei Ginkgo als ein rudimentäres Sporophyll (oder „Sporophyllrest") betrachten, und von dem wir nachweisen wollen, daß er wie bei Ginkgo an seiner Spitze ein Makrosporangium bildet.

Die Makrosporangien, deren Spitze anfangs annähernd horizontal steht, werden bald durch überwiegendes Wachstum der Oberkante des Sporophyllrestes nach unten gekehrt. Indes kann man sie nicht etwa als „anatrop" (wie die vieler Angiospermen) bezeichnen.

Der Vorgang sei an Pinus montana (Fig. 1427) kurz geschildert. Meine Auffassung der Entwicklung weicht in einem wesentlichen Punkte ab von der STRASBURGERS [1]) — merkwürdigerweise ist nach ihm die Entwicklung der Samenschuppe nie mehr untersucht worden. Die Forschung wandte sich den Einzelheiten in der Makrosporangienentwicklung zu und ließ das Zustandekommen der Samenschuppe außer Betracht.

Die Samenschuppe erscheint zunächst als ein quergestreckter Wulst in der Achsel der Deckschuppe. Später kann man an ihr drei Teile unterscheiden: einen mittleren, der später spitz auswachsend zur sog. Crista wird (*C* Fig. 1427, *III*) und zwei seitliche. Letztere hielt STRASBURGER für Blatthöcker, in deren Achsel je ein Makrosporangium (das er damals für eine Blüte hielt) entstehen sollte.

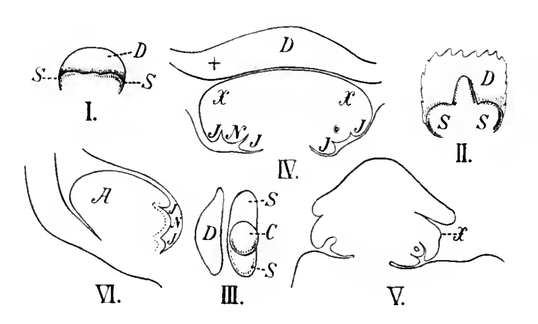


Fig. 1427. Pinus montana. *I* Deckschuppe (*D*) mit junger Samenschuppe, *S* Sporophylle. *II* dieselbe älter, *S* Sporophyllreste (von innen). *III* im Querschnitt, *C* Crista. *IV* älter im Querschnitt, *J* Integument, *N* Nucellus. *V* noch älter (Querschnitt tiefer), *X* Auswuchs, welcher das Makrosporangium später auf die Oberseite der Samenschuppe vorschiebt. *VI* Längsschnitt.

Gewiß kann man diese Höcker, ebenso wie bei Ginkgo, als Blattanlagen betrachten. Aber die Makrosporangien gehen, wie mir eingehende Untersuchung zeigte, „nicht aus ihrer Achsel", sondern aus ihrer Spitze hervor. Die Höcker entsprechen also den rudimentären Sporophyllen, wie bei Ginkgo, und tragen wie diese nur Eine, terminale Samenanlage.

Man sieht, daß deren Nucellus *N* von den Integumenten *J* (die in zwei Lappen auswachsen) umwachsen wird (Fig. 1427, *IV*, *VI*). Erst später wird das Makrosporangium durch einen Auswuchs der abaxialen Seite (x) auf die Oberseite der „Fruchtschuppe" verschoben (Fig. 1427, *V*). Bei Abies pectinata und anderen geschieht das schon früher und dann ergibt sich das Bild, das

[1]) E. STRASBURGER, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1872, p. 231. Nur beiläufig sei bemerkt, daß die Annahme, die Samenschuppe sei durch die eingefalteten verwachsenen Deckschuppenränder gebildet in der Entwicklungsgeschichte keinerlei Stütze findet, also lediglich Konstruktion ist.

STRASBURGER offenbar im Auge hatte. Das ist aber eine nachträgliche Veränderung, welche die Übereinstimmung mit Ginkgo verdeckt.

Wenn wir uns also fragen wie die Samenschuppe zustande kommt, so können wir sagen: eine Sproßachse kommt bei dem in der Achsel der Deckschuppe entspringenden axillären Gebilde, aus welchem die Samenschuppe hervorgeht, nicht zur Ausgliederung. Wir haben es zu tun mit zwei (oder wenn man die „Crista“ von Pinus als ein steriles drittes betrachten will mit drei) Sporophyllen, welche den axillären Wulst aufbrauchen,[1]) also von Anfang an in Verbindung miteinander stehen. Die Sporophylle bilden an ihrer Spitze je ein Makrosporangium. Unterhalb jedes Makrosporangiums entsteht ein Sporophyllauswuchs, parallel der Deckschuppe. In der schematischen Abbildung Fig. 1426, *V* sind die beiden Sporophyllauswüchse voneinander getrennt dargestellt. In Wirklichkeit treten sie von Anfang an miteinander verbunden auf, bei Pinus vereinigen sie sich hinter der „Crista“. Da sie sowohl nach oben als auch seitlich nach unten von den Makrosporangien auftreten, so werden diese später auf die Oberseite der Samenschuppe verschoben.

Eine „Drehung“ der Sporophylle um 90°, wie sie auf Grund der Vergrünungen öfters angenommen wurde, hat aber nicht stattgefunden, sondern die Sporophyllauswüchse entwickeln sich von vornherein in der Lage, die sie auch später aufweisen. Eine Drehung findet nicht bei der normalen, sondern bei der abnormen Entwicklung statt, die letztere ist aus der ersteren zu verstehen und abzuleiten, nicht umgekehrt. Darauf wird unten noch zurückzukommen sein. Hier sei nur erwähnt, daß die „Vergrünungen“, wie man sie z. B. bei durchwachsenen Larix- und Picea-Zapfen antreffen kann, darin bestehen, daß sich zwischen zwei jungen Sporophyllanlagen ein Sproßvegetationspunkt ausbildet. Die Entwicklung wird nun in vegetative Bahnen gelenkt. Während die Makrosporangien ganz unterdrückt oder frühzeitig gehemmt werden, müssen die Sporophylle auch eine blattartige Ausbildung erfahren. Sie orientieren dann, wie andere Blätter, ihre Oberseite nach dem Vegetationspunkt hin — sei es, daß dieser sie mechanisch oder sonstwie beeinflußt.

Man kann die Veränderungen, welche der unterhalb des Makrosporangiums befindliche Sporophyllrest erfährt, auch so ausdrücken: er bildet nach oben hin einen flügelartigen Auswuchs, der sich über das Makrosporangium nach außen und unten hin fortsetzt und so dieses auf die Oberseite der Samenschuppe verlagert.

Diese (welche den Cycadeen gegenüber als Neubildung mit bestimmter Funktion während des Heranreifens der Samen zu betrachten ist) entsteht also nicht aus einer „Verwachsung“ von Sporophyllen, sondern aus „Sporophyllauswüchsen“.

Wenn man die „Crista“ der Pinussamenschuppe als ein drittes, steriles Sporophyll betrachtet, so tritt die Übereinstimmung des Verhaltens von Pinus mit dem von Cryptomeria und den Cupressineen noch mehr hervor, bei denen mehr als zwei Samenanlagen in der Achsel einer Deckschuppe stehen (vgl. z. B. Fig. 1426, *IX*, wo angenommen ist, daß drei Samenanlagen vorhanden sind). Indes ist dies für unsere Betrachtung von geringerer Bedeutung. Die Hauptsache ist die Feststellung, daß die Makrosporangien der Abietineen (Abies u. a. verhalten sich vom Fehlen der Crista abgesehen ganz ähnlich wie Pinus) ganz ebenso wie die von Ginkgo terminal auf einem „Sporophyllrest“ entstehen, an welchem

[1]) Vgl. den Fall von Sciadopitys p. 1125.

als „Auswuchs" die Samenschuppe sich bildet. Denken wir uns zwei Ginkgomakrosporangien (Fig. 1424, *IV*) nach unten gebogen und den ringwulstförmigen Sporophyllrest am stärksten nach der „Spitze" (in Wirklichkeit nach der Basis) hin, schwächer seitlich und nach unten ausgewachsen, so würden wir ein Gebilde erhalten, welches mit einer Samenschuppe einer Abietinee große Ähnlichkeit aufweisen würde. Auf der adaxialen (Oberseite) würde sich der Wulst nur gestreckt haben, nicht aber flügelförmig ausgewachsen sein. Ein seitliches Auswachsen „zum Zwecke" der Verbreitung kommt ja auch bei Früchten von Angiospermen vor (z. B. Acer, Fraxinus). Bei den Abietineen aber dient nur ein Teil des Auswuchses der Samenverbreitung (der Flügel). Die Hauptmasse wird bei der Bestäubung und beim Heranreifen der Zapfen als Decke für die jungen Samen und zum Aufspeichern von Reservestoffen für diese verwendet. Das Gewicht der letzteren tritt sehr zurück gegenüber dem des nur indirekt für die Samenbildung verwendeten Materials. Die mächtige Entwicklung, welche die Samenschuppe nach der Befruchtung erfährt, steht mit der Samenentwicklung also in ähnlicher Beziehung wie die des Perikarps der Angiospermen. Auch dieses dient teils der Aufspeicherung von Baumaterialien für die Samen, teils deren Schutz. Wir können leicht verstehen, daß bei Samen, welche eine fleischige Samenschale besitzen, ein Auswachsen des Sporophyllrestes unterbleiben kann.

Mit der oben dargelegten Entwicklung stimmen auch die Beobachtungen überein, die man an mißbildeten Samenschuppen machen kann.

Solche fanden sich (neben normalen) in den oben erwähnten androgynen Zapfen von Pinus (vgl. p. 1497). In dem in Fig. 1428 abgebildeten Falle sind statt der Samenschuppe drei blattähnliche Gebilde, *a*, *b*, *c* aufgetreten, die nach unten hin je in eine an der mißgestalteten Mikropyle (*Mi*) erkennbare Samenanlage ausgehen. Man kann annehmen, daß die mittlere (*c*) der sog. „Crista" der normalen Pinussamenschuppe entspricht. Die Gestalt der mißbildeten Samenanlagen stimmt ganz mit der oben dargelegten Auffassung überein. Die Samenanlagen erscheinen nicht auf der Unterseite von Sporophyllblattflächen, sondern die Schuppen *a*, *b*, *c* (bzw. *d*) als Auswüchse der **Basis** der Samenanlagen. Es sind hier (da eine Entwicklungshemmung eingetreten ist, die sich auch darin ausspricht, daß sich die Samenanlagen einzeln, nicht miteinander verwachsen entwickelt haben) nur die größeren nach oben gerichteten Auswüchse entwickelt, etwa wie bei einer Samenanlage von Araucaria oder Podocarpus. Wenn die Umänderung wie bei manchen Vergrünungen auf einem späteren Entwicklungsstadium erfolgt, so können die stehengebliebenen Makrosporangien auch als Rudiment auf der Unterseite einer mehr oder minder blattähnlichen Schuppe erscheinen. Aber diese ist nach unserer Auffassung weit davon entfernt, der ursprünglichen Gestalt des Sporophylls ähnlich zu sein — sie ist nur ein Sporophyllauswuchs [1]), der bei der vollständigen Vergrünung durch ein Blatt ersetzt sein kann.

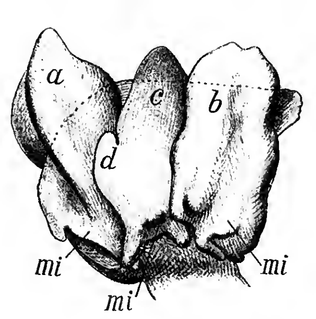


Fig. 1428. Pinus maritima. Verbildete Samenschuppe, vgl. Text. (Die Verweisungsstriche *mi* sind irrtümlich bei der Wiedergabe der Figur zu lang ausgefallen, die nach unten gekehrte Öffnung stellt die Mikropyle dar.) Die Deckschuppe liegt (teilweise durch Punktierung angedeutet) unter der mißbildeten Samenschuppe.

[1]) Die Sporophyllspitze liegt nicht bei *a*, *b*, *c*, sondern bei *Mi*, da die Samenanlage

Es wurde oben schon erwähnt, daß man aus diesen Vergrünungen, deren Zustandekommen man nicht kennt, nicht schließen kann, daß die Samenschuppe einem Achselsprosse entspreche, welcher mit zwei Sporophyllen beginnt, die sich um 90° drehen und mit ihren Rändern verwachsen (bei Pinus würde allenfalls noch ein drittes Blatt dazu kommen). Die Makrosporangien hätten dann bei den Coniferen eine andere Stellung als bei Ginkgo und den Cycadeen — auf der Unterseite der Sporophylle, und wir hätten Coniferen, die Sporophylle ausbilden und solche, die das nicht tun (erstere z. B. Abietineen, Podocarpeen, letztere Taxus). Wenn das wirklich nachgewiesen wäre, so wäre an der Tatsache nichts zu deuteln. Aber die „Vergrünungen" beweisen das durchaus nicht. Wir sahen vielmehr, daß die dabei beobachteten Erscheinungen sich zwanglos verstehen lassen, wenn man die Entwicklungsgeschichte kennt, während der umgekehrte, von manchen Botanikern eingeschlagene Weg zu Irrtümern führen mußte, und geführt hat, deren oftmalige Wiederholung sie nicht lebensfähiger macht. Die durchwachsenen Fichten- und Lärchenzapfen zeigen uns, daß die Wachstumsbegrenzung, die an diesen Zapfen gewöhnlich eintritt, keine unabänderliche ist. Sie wird aufgehoben durch eine Änderung der Korrelationsverhältnisse [1]). Aber selbst dann, wenn wir annehmen, daß die Samenschuppenanlage in diesen Fällen wirklich in einen Seitensproß auswachse (dieser kann auch eine Neubildung sein!), würde das (wie schon oben betont wurde) nicht beweisen, daß die Samenschuppe phylogenetisch aus einem Sproß hervorgegangen ist!

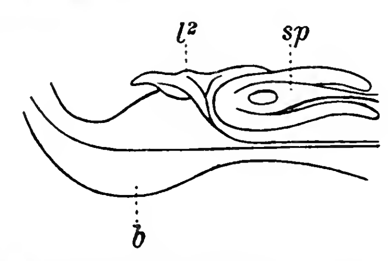


Fig. 1429. Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe von Araucaria (nach EICHLER), vergr. *b* Deckschuppe, l^2 Sporophyllauswuchs, *sp* Makrosporangium, dessen Nucellus über die Mikropyle herauswächst.

Wir sahen oben, daß in androgynen Zapfen von Picea alba die Samenschuppe so reduziert werden kann, daß das eine in verkümmertem Zustand übrig gebliebene Makrosporangium anscheinend unmittelbar auf der Deckschuppe entspringen kann. Ein ähnlicher Vorgang ist vielleicht eingetreten bei den Araucarien (Fig. 1429), bei denen auf den Zapfenschuppen (Deckschuppen) nur Ein Makrosporangium vorhanden ist, das bei Araucaria noch einen Sporophyllauswuchs (l_2 Fig. 1429) an seiner Basis besitzt, der bei Dammara fehlt. Jedenfalls gibt die angeführte Beobachtung an Picea alba einen festeren Anhaltspunkt für diese Auffassung, als die bloße Vergleichung. Und die „Ligula" der Araucariasamenanlagen ließe sich ungezwungen mit dem an der Bildung der Samenschuppe beteiligten Aus-

endständig am Sporophyllzipfel entsteht. Es liegt etwas ganz Ähnliches vor wie bei den in Fig. 336 abgebildeten vergrünten Samenanlagen, bei denen auch das verkümmerte Makrosporangium *Nu* auf einer Blattfläche zu entspringen scheint, während es in Wirklichkeit stets terminal auf dem als Funiculus bezeichneten Teil des Sporophylls angelegt wird. Wenn die „Vergrünung" der weiblichen Blütenzapfen (die, da sie z. B. an verschnittenen Hecken usw. auftritt, sicher auch künstlich hervorgerufen werden kann) sehr frühzeitig eintritt, kann statt der Makrosporangien rechts und links an dem Achselsproß der Deckschuppen ein Laubblatt auftreten.

[1]) Daß das besonders bei Picea und Larix vorkommt, ist in der Stellung der weiblichen Blütenzapfen begründet, welche durch frühzeitige Entfernung oder Inaktivierung der Endknospe des Zweiges zur Vergrünung veranlaßt werden können. Bei Pinus treten solche Vergrünungen offenbar wenn überhaupt nur äußerst selten auf, weil die Zapfenanlagen hier dicht an der Gipfelknospe sitzen und die Triebe, an denen sie stehen, erst nach der Anlegung der Zapfen sich strecken und ihre Kurztriebe entfalten.

wuchs je einer Makrosporangienbasis (oder des Sporophyllrestes) der Abietineen vergleichen.

Dadurch, daß nur Ein Makrosporangium vorhanden ist, ergeben sich natürlich Unterschiede gegenüber den letzteren und eine Übereinstimmung mit dem unten zu schildernden Verhalten von Phyllocladus, dem der Podocarpeen u. a. Ebensowenig wie bei den Abietineen können wir aber die Sporophyllauswüchse der Araucariaceen für die Sporophylle halten — wie das oft geschah — denn sie gehen den Sporangien in der Entwicklung nicht voraus, was doch der Fall sein müßte, wenn sie Sporophylle wären.

Bei den Cupressineen sind Zapfen vorhanden, die aus Schuppen bestehen, in deren Achseln aufrechte Samenanlagen stehen. Die Zapfenschuppen werden bei den meisten zu harten, holzigen Gebilden (Fig. 1430, *7—11*), bei Juniperus findet Beerenbildung statt), die die Samen ein-

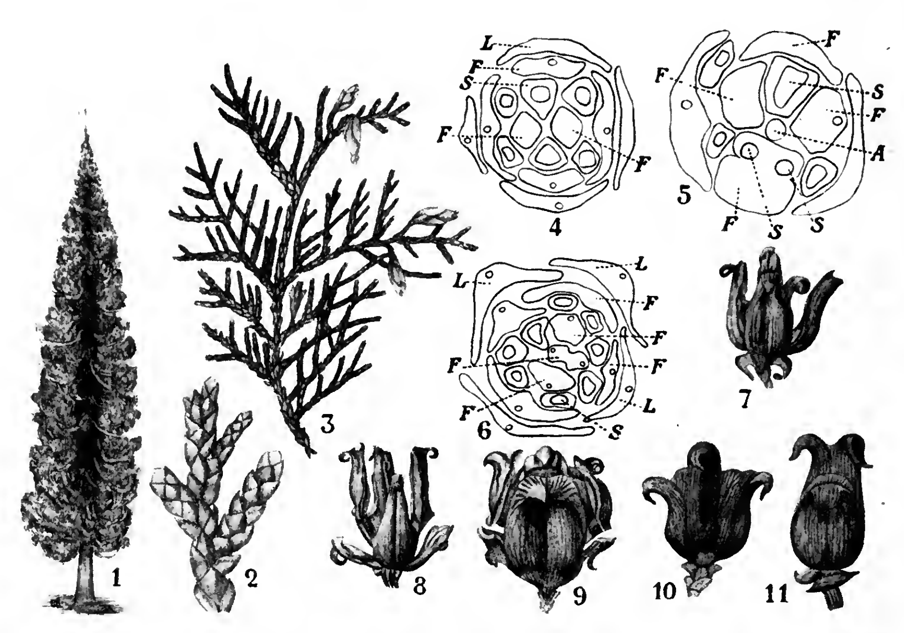


Fig. 1430. Weibliche Blüten mit Fruchtzapfen von Cupressineen. *3* Thuja orientalis, Zweig mit weibl. Blüten. *4—6* Querschnitte durch weiblichs Blütenzapfen nach MADRY, *S* Makrosporangien (je zweien in der Achsel der Deckschuppen), *F* sterile Deckschuppen. *7—11* reife Zapfen in verschiedener Ansicht. (Aus LOTSY, Vorlesungen.)

schließen. Die Streitfrage ist, ob diese Zapfenschuppen einfache Blattgebilde sind wie die Makrosporophylle von Ceratozamia (die sich auch in eigenartiger Weise zu Schutzorganen für die Samenanlagen umgestalten), oder ob sie aus einer Verschmelzung von Deck- und Samenschuppen hervorgehen.

Das Verhalten von Cryptomeria japonica (Fig. 1426 *VI—VIII*) spricht für die letztere Annahme. Es ist deutlich außer der Deckschuppe eine in mehrere Zipfel endigende „Samenschuppe“ vorhanden. Diese kann auch hier als aus den Auswüchsen der Makrosporangienstiele (also nach der vorgetragenen Auffassung der Sporophyllreste) hervorgegangen betrachtet werden, nur tritt der Auswuchs entsprechend der auf-

aufrechten Stellung der Samenanlage auf deren Außenseite auf. Daß die Zahl der „Zähne" der Samenschuppe nicht mit der der Makrosporangien übereinstimmt, scheint mir kein Beweis gegen diese Deutung zu sein, da entweder eine Vermehrung der Zacken durch gesteigertes Randwachstum oder der unten zu erwähnende Vorgang eingetreten sein kann.

Die Entwicklungsgeschichte [1]) der Cryptomeriablüten, soweit sie bekannt ist, zeigt uns, daß die Samenschuppen nach den Makrosporangien auftreten und beweist nicht (schließt aber auch nicht aus), daß sie aus der Basis der ersteren hervorgehen. Sie entstehen in dem Winkel zwischen Samenanlage und Deckschuppe (vgl. Fig. 1426, VI).

Wenn St. Herzfeld das deshalb für ausgeschlossen hielt, weil auch Samenschuppen ohne Makrosporangien beobachtet wurden, so scheint mir das nicht beweisend. Denn es kann hier eine frühzeitige Hemmung der Makrosporangienanlage unter Weiterentwicklung ihres nach der Deckschuppe hin gekehrten Auswuchses vorliegen — eine Annahme, welche durch Fig. 23 Taf. I der angeführten Abhandlung nahegelegt wird. (An der mit *W* bezeichneten Samenschuppe der zweiten Deckschuppe rechts unten befindet sich links unten ein Höcker, der eine frühzeitige verkümmerte Samenanlage sein könnte)

Später wurde durch interkalares Wachstum (vgl. Fig. 1426 *VII*) die Samenschuppe auf die Deckschuppe emporgehoben.

Vergleichen wir diese Art der Blütenbildung mit der der Abietineen, so finden wir, daß beide viel Übereinstimmendes haben. Das tritt besonders deutlich hervor bei den Cupressineen, welche wie z. B. Juniperus Sabina (Fig. 1431) nur zwei Samenanlagen in der Achsel der Zapfenschuppen haben (bei Junip. communis fällt noch je eine davon weg). Denken wir uns diese zwei Samenanlagen mit ihren kammförmig entstandenen Sporophyllauswüchsen vereinigt und mit ihrer Mikropyle abwärts gedreht, so würden wir eine Abietineen-Samenschuppe erhalten. So aber sehen wir, daß die Makrosporangien ihre aufrechte Stellung beibehalten und die Sporophyllauswüchse — wenn überhaupt — in anderer Richtung auftreten (Fig. 1426, *IX*). Bei Juniperus sind sie ganz unterdrückt — die Makrosporangien werden von den fleischig werdenden, interkalar vergrößerten Deckschuppen (mit denen keine Andeutungen von Sporophyllauswüchsen vereinigt sind) umwachsen. Es ist nicht notwendig, daß die Unterdrückung der Sporophyllauswüchse und Ersatz durch eine stärkere Deckschuppenentwicklung bei den einzelnen Formen wie z. B. Chamaecyparis (Fig. 1432, *5—10*, wo sie schildförmig werden) jemals im Verlauf der Einzelentwicklung nachweisbar ist. Wir müssen uns begnügen damit, daß wir uns ein Bild machen können für das Zustandekommen der einzelnen Blütenformen, oder — was auf dasselbe hinauskommt — für deren inneren Zusammenhang.

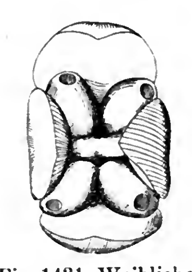


Fig. 1431. Weibliche Blüte von Juniperus Sabina von oben (nach O. Renner). Es sind zwei Schuppenpaare vorhanden, von denen das untere je zwei Makrosporangien in seiner Achsel trägt, das obere steril ist. Die Mikropyle als runde Öffnung sichtbar.

Ob man die Vielzahl der Makrosporangien in den Achseln der Zapfenschuppen bei Cupressus für eine (gegenüber der Zweizahl) durch Mehrung

[1]) St. Herzfeld, Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von Cryptomeria japonica Don. Sitzungsber. der kaiserl. Ak. der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. 119 (1910).

entstandene oder als eine ursprünglichere (aus der die Zweizahl durch Minderung hervorging) ansehen soll, ist für uns von untergeordneter Bedeutung. Daß Reduktionsvorgänge eingetreten sind, zeigt ja das Verhalten von Juniperus communis (mit nur je Einem Makrosporangium in der Achsel eines der drei Deckblätter) und das Vorkommen steriler Schuppen in den Zapfen, von denen wohl zum mindesten ein Teil ursprünglich fertil war.

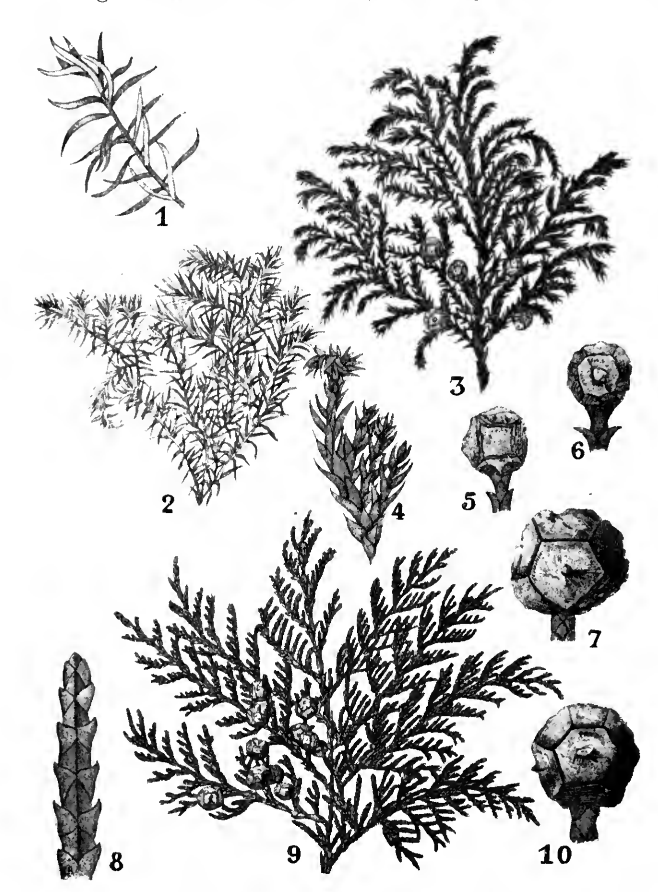


Fig. 1432. Chamaecyparis pisifera nach BEISSNER. *5—7*, *10* Fruchtzapfen, welche zeigen, daß die Zapfenschuppen schildförmig werden.

Auch die weiblichen Blüten der Taxaceen und der ihnen oft angegliederten Podocarpaceen lassen sich von denen von Ginkgo ableiten — früher wurde die letztere Gattung sogar zu den Taxaceen gestellt. Die steinfruchtartige Ausbildung der Samen von Cephalotaxus und Torreya erinnert ja ohne weiteres an die der Ginkgo-Samen. Äußerlich sind die weiblichen Blüten der Taxaceen voneinander recht verschieden. Aber es lassen sich zwei verschiedene Reihen erkennen. Die eine hat Blüten ohne, die andere mit Blütenhüllen. Beide Reihen sind teilweise zur Bildung von Zapfen übergegangen, welche mit Ginkgo verglichen aus einer Anzahl mehr oder minder stark reduzierter in den Achseln von Deckschuppen stehenden Blüten bestehen.

A. Taxaceen ohne Blütenhülle.

Am meisten Ähnlichkeit mit Ginkgo hat Cephalotaxus. Die Makrosporangien stehen zu zweien in den Achseln von Deckblättern (vgl. Fig. 1433, *2*). Es ist ein kleiner Blütenzapfen vorhanden (Fig. 1433, *3*, *4*), in welchem sich aber meist nur Ein Makrosporangium zum Samen ausbildet.

Zwischen den zwei in Fig. 1433 im Querschnitt getroffenen Makrosporangien befindet sich eine flache Erhebung, welche teils als Vegetationspunkt des Achselsprosses, welcher die Makrosporangien (bzw. die Sporo-

phyllreste, an denen die Makrosporangien stehen) hervorbringt, aufgefaßt wird, teils als Rest eines dritten, sterilen Sporophylls. Die Aehnlichkeit mit den Cupressineenblüten tritt ohne weiteres hervor. Wir können diese Blütenbildung von der von Ginkgo ableiten, wenn wir uns die Blütenachse der letzteren bis zum Verschwinden verkürzt denken. Wenn von den zwei Makrosporangien nur Eines übrig bleibt, gelangen wir zu Blüten, wie sie Phyllocladus aufweist.

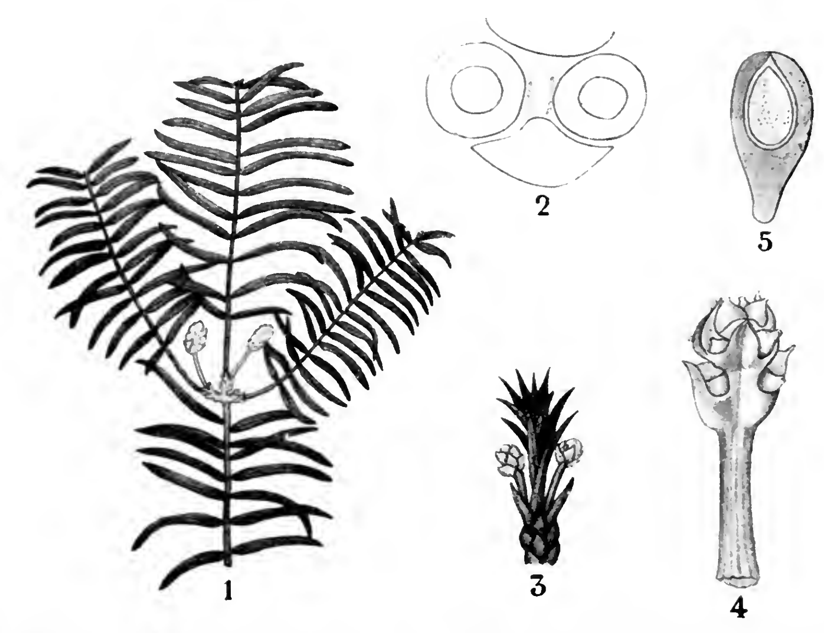


Fig. 1433. Cephalotaxus nach PILGER. *1* Habitus, *2* (Orig.) Querschnitt durch eine Deckschuppe des weiblichen Zapfens mit 2 Makrosporangien und einem zwischen ihnen stehenden Höcker, *3* Zweig mit zwei weiblichen Zapfen, *4* ein solcher schwach vergr., *5* Samen im Längsschnitt.

In der Achsel eines Deckblattes (der „Deckschuppe“ des Abietineen-Zapfens entsprechend) findet sich von vornherein nur eine Samenanlage, aus deren Basis ein „Arillus“ (vgl. Fig. 1434, *VI*) entspringt. Er entspricht der „Samenschuppe“ der Cupressineen [1]), dem Sporophyllauswuchs bei den Abietineen usw.

Ist das einzeln in der Achsel der Deckschuppe stehende Makrosporangium nach der Infloreszenzachse hin eingebogen und mit der Mikropyle nach unten gerichtet, so erhalten wir die Blüten bzw. Blütenstände von Podocarpus und verwandten Formen (Fig. 1437 *I*, *II*, Fig. 1438). Es sieht so aus, als ob die Makrosporangien wenigstens auf ihrer der Deckschuppe abgekehrten Seite zwei Integumente besäßen. Aber sie haben auch hier nur ein einziges. Das scheinbar äußere Integument, in welchem in Fig. 1437, der mit *H* bezeichnete Harzkanal getroffen und welches in Fig. 1438 mit *A* bezeichnet ist, ist (ebenso wie bei Taxus u. a.) ein Sporophyll a u s w u c h s, der hier ein Gegensatz zu Taxus und Phyllocladus an dem (als „Stiel“) er-

[1]) D. h. dem Einzelanteil, den jede der Samenanlagen an dessen Bildung nimmt.

scheinenden Sporophyllrest nur einseitig nicht allseitig auftritt, aber auch in den Dienst der Samenverbreitung tritt. Daß dieses einseitige Auftreten mit der Lagenveränderung des Makrosporangiums zusammenhängt, ist klar. Diesen Auswuchs als „Sporophyll" zu bezeichnen ist aber nicht angängig, da er erst nach dem Makrosporangium auftritt, nicht vor ihm.

Fig. 1434. *I—III* Dacrydium Colensoi (?). (Neuseeland 1899.) *I* Sproß mit einer Samenanlage im Längsschnitt, *II* Sproß mit 2 Samenanlagen, *III* Samenanlage quer, verg. *IV* Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe von Sequoia sempervirens (in der Schuppe unten ein Harzkanal, oben ein Leitbündel). *V* Querschnitt durch einen Teil einer weiblichen Blüte von Cephalotaxus Fortunei, *VI* Längsschnitt einer jungen Frucht von Phyllocladus alpinus. *Ar* Arillus.

Mit Phyllocladus haben wir die Taxaceen erreicht, welche in der Achsel eines Blattes (einer „Deckschuppe") nur Eine Blüte aufweisen. Das tritt in verschiedener Ausbildung auf: einerseits finden sich „Blüten", in denen mehrere Deckblätter je eine Samenanlage tragen (Fig. 1435, *II*), andererseits solche, in denen nur eines fertil oder nur Eines vorhanden ist.

In Fig. 1435 *I—III* sind einige Blütenzapfen von Podocarpus ensifolius abgebildet. Sie stehen in der Achsel eines Blattes und beginnen mit zwei Vorblättern, die häufig noch laubblattartig ausgebildet sind, während die „Deckblätter" der Blüten ihre Basis fleischig verdicken. In Fig. 1435, *II* tragen zwei davon je ein Makrosporangium (mit dem Sporophyllrest, aus welchem es hervorgeht). In Fig. 1435, *II* ist nur Eines fertil, ebenso in Fig. 1438, *I* trotz der großen Zahl von Blättern am Zapfen. Von hier aus ist nur ein kleiner Schritt zu dem Verhalten vom Dacrydium Colensoi [1]) (Fig. 1434, *I—III*). Hier sind die Blütenstände nicht mehr von den vegetativen Sprossen scharf abgegrenzt. Es stehen an einem gewöhnlichen Aste, der später vegetativ weiter wachsen kann, ein oder zwei Makro-

[1]) So wurde die in Neuseeland von mir gesammelte Pflanze von Herrn Prof. Pilger freundlichst bestimmt.

sporangien tragende Blätter (Fig. 1437, *I*, *II*). Wir können uns diese Infloreszenz aus einer der des Podoc. ensifolius ähnlichen dadurch entstanden denken, daß oben an der „Infloreszenz"-Achse wieder vegetative Blätter gebildet werden und diese im Zusammenhang damit nicht ein begrenztes Wachstum zeigt, sondern als vegetativer Sproß weiterwächst.

Wenn von den Taxaceen vielfach angenommen wird, daß die weiblichen Blüten im Unterschied von anderen Coniferen keine Zapfen bilden,

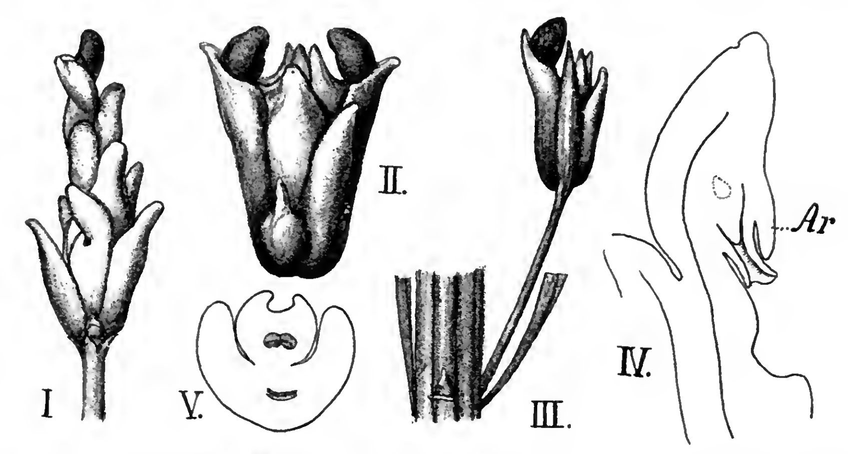


Fig. 1435. Podocarpus ensifolius. (Westaustralien 1898.) *I—III* Weibliche Blütenzapfen verschiedener Ausbildung. *IV* Längsschnitt durch die Spitze einer Zapfenschuppe und eine Samenanlage (*Ar* Auswuchs des Sporophyllrestes). *V* Querschnitt durch die Anheftungsstelle der Samenanlage, Gefäßteil der Leitbündel schraffiert, Siebröhrenteil punktiert.

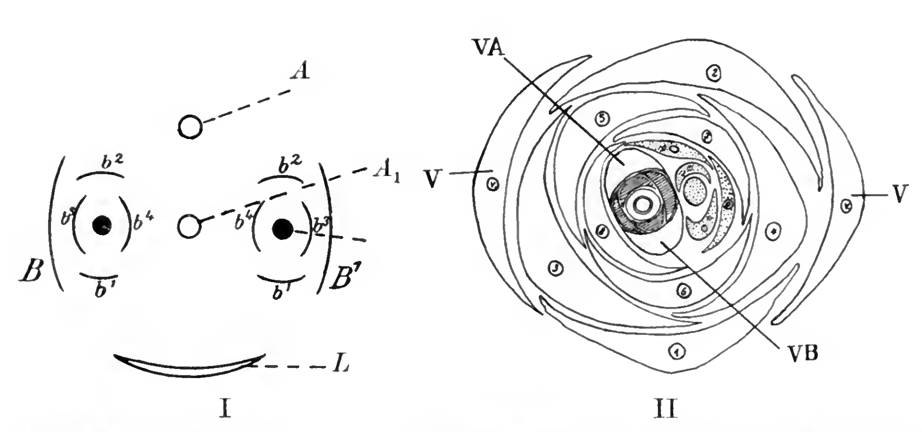


Fig. 1436. I. (Aus Lotsy, Vorl. ü. bot. Stammesgeschichte.) Torreya californica. Schema der Stellungsverhältnisse an einem blühenden Sprosse im Querschnitt. *A* Sproßachse, *L* Laubblatt, in dessen Achsel der Achselsproß *A* steht. Dessen Achse ist verkümmert. In den Achseln seiner Vorblätter *B* und B_1 steckt je eine weibliche Blüte, die besteht aus einem (als schwarz ausgefüllter Kreis angedeuteten) Makrosporangium und einer aus den Blättern b_1, b_2, b_3, b_4 bestehenden Blütenhülle.

II. (Original. Dr. Hirmer.) Querschnitt durch ein Sprößchen, das eine weibliche Blüte hervorgebracht hat. *V*, V_1 dessen beide Vorblätter. Diesen folgen eine Anzahl Schuppen, von denen die eine (8) eine weibliche Blüte in der Achsel hat. Diese hat noch zwei Vorblätter, vier Blütenhüllblätter und ein terminales Makrosporangium hervorgebracht (München, Anfang Oktober).

so paßt diese Anschauung weder auf Cephalotaxus noch auf Phyllocladus und die Podocarpeen. Sie rührt her von der Betrachtung der

B. Taxaceen mit Blütenhüllen.

Solche finden sich bei Torreya und Taxus. Hier sind die Blütenverhältnisse verwickelter als bei Cephalotaxus u. a.

Mit den Blütenständen des letzteren besitzen eine äußere Ähnlichkeit die von Torreya.

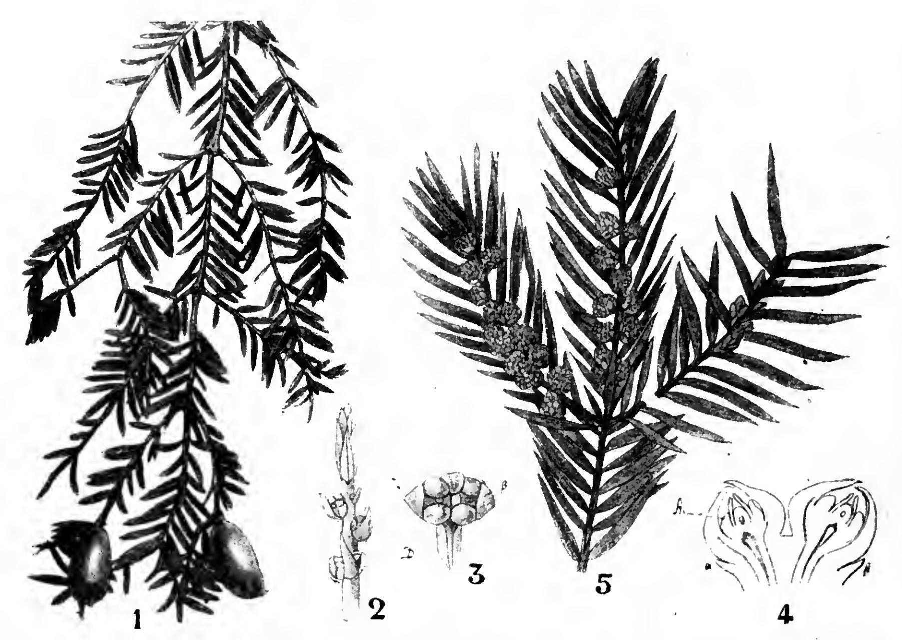


Fig. 1437. Torreya nucifera. *1* Zweig mit reifen Samen (nach LOTSY). *2* Sproß mit weibl. Blüten. *3* Ein Blütenpaar. *4* Längsschnitt durch ein solches. *A* Sporophyllauswuchs (Arellus).

Die Anordnung wird durch das Diagramm in Fig. 1436, *I* erläutert. In der Achsel eines Laubblattes *L* steht eine zweiblütige Infloreszenz. Sie besteht aus einem Seitensproß A_1, dessen Sproßachse frühzeitig verkümmert. Er bringt nur zwei Vorblätter hervor, *B* und B_1. Jedes trägt in seiner Achsel eine weibliche „Blüte“. Diese besteht aus einem terminalen, im Diagramm durch einen runden schwarzen Fleck angedeuteten Makrosporangium und zwei Paaren gekreuzter Schuppen b_1, b_2, b_3, b_4. Diese unterscheiden sich durch ihre Anordnung von den vegetativen Blättern. Sie gehören unserer Ansicht nach zur Blüte und entsprechen den Blattgebilden, welche bei den Gnetaceen die Blütenhülle darstellen, wie denn die Gnetaceenblüten, z. B. die von Welwitschia mit den Taxaceenblüten der zweiten Gruppe große Ähnlichkeit haben — sowohl das terminale Makrosporangium als die, nur etwas höher ausgebildete Blütenhülle finden sich dort wieder.

Auch bei Taxus besteht die weibliche Blüte nicht, wie meist angenommen wird, „nur aus Einem Makrosporangium“. Sondern auch sie hat eine durch die Wirtelstellung ihrer Blätter von den Knospenschuppen unterschiedene und deutlich kenntliche Blütenhülle. Nur steht diese Blüte an einem kleinen mit Knospenschuppen besetzten Sprößchen als Seitensproß.

In Fig. 1436, *II* ist ein Querschnitt durch ein solches Sprößchen (das normal nur Schuppenblätter hervorbringt, abnorm sich auch als Laubzweig weiter entwickeln kann) abgebildet.

In der Achsel des achten Blattes ist eine weibliche Blüte (oder, Torreya als primitiver betrachtet, eine auf eine weibliche Blüte reduzierte Infloreszenz). Sie hat zwei Vorblätter (*V A*, *V B*) und eine aus 4 Blättern bestehende Blütenhülle, wie die Torreyablüten.

Das Sprößchen bringt noch einige weitere Schuppenblätter hervor (in Fig. 1436, *II* durch Schraffierung kenntlich gemacht) und verkümmert dann (v_1, Fig. 1438, *C*). Man kann dieses verkümmerte, zur Seite gedrängte Sproßende nicht wohl (wie das auch geschehen ist) als zweite Blüte betrachten, denn es fehlt nicht nur das Makrosporangium, sondern auch die für die Blüte charakteristische Anordnung der Blätter der Blütenhülle. Wenn gelegentlich eine zweite Blüte auftritt geht sie nicht aus diesem Sproßende hervor, sondern kommt auf andere Weise zustande[1]). In der Einzahl der Blüten liegt wohl eine Verarmungserscheinung vor gegenüber von Torreya. Wie bei dieser kann man das Makrosporangium als am Ende eines endständigen stark reduzierten Sporophylls entspringend betrachten. Dieses verrät sein Dasein auch dadurch, daß es nach der Befruchtung einen becherförmigen Auswuchs, den (vorher schon als Ringwall — *a* Fig. 1438, *C* — angelegten) Arillus entwickelt. Denn der Basalteil der Samenanlage, aus welchem dieser Arillus entspringt, entspricht ja gerade dem Rest des Sporophylls. Der lebhaft gefärbte fleischige Arillus hat hier natürlich für die Samenverbreitung dieselbe Bedeutung wie die fleischige äußere Schicht der Samenschale bei Ginkgo, Torreya und Cephalotaxus.

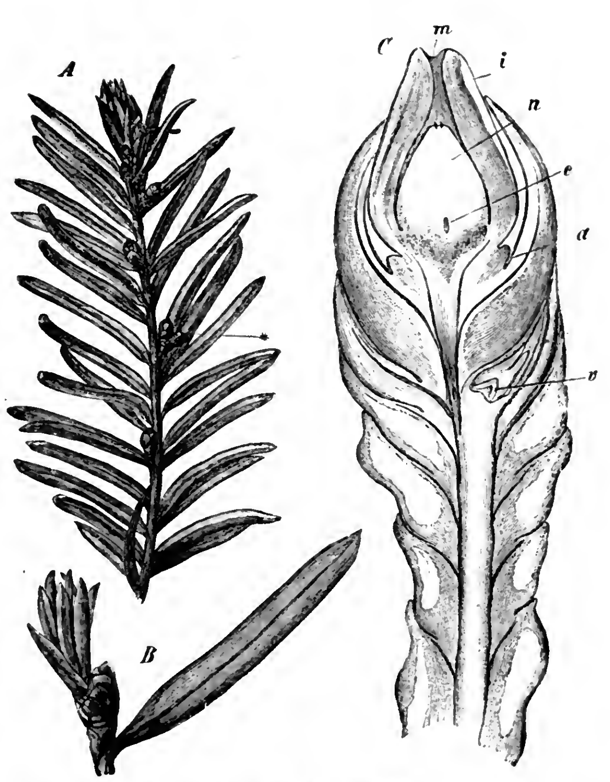


Fig. 1438. Taxus baccata. *A* Zweig von der Unterseite. *C* Längsschnitt eines Sprosses, dessen Spitze bei *v* liegt (zur Seite gedrängt), oben eine weibliche Blüte, *a* Arillusanlage, *n* Nucellus, *e* Makrospore, *i* Integument, *m* Mikropyle. 48 mal vergrößert. (Nach STRASBURGER.)

Wir sehen also, daß die Taxaceen von ginkgoartigen Anfängen aus verschiedene Wege eingeschlagen haben. Taxus selbst hat eine Re-

[1]) Nämlich offenbar auch in der Achsel einer Schuppe.

duktion in der Zahl der Makrosporangien erfahren, besitzt aber eine Blütenhülle und bildet ebenso wie Phyllocladus einen fleischigen Sporophylluswuchs um die aufrechte Samenanlage.

Es fragt sich, wie wir das Zustandekommen der Blütenhülle bei Torreya und Taxus auffassen sollen. Da man sie nicht wohl einfach als Knospenschuppen betrachten kann — solche sind ja bei Taxus ohnedies schon vorhanden — so sind, wie mir scheint, nur zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder sie entsprechen steril gewordenen Sporophyllen, wie sie ausnahmsweise auch bei Ginkgo auftreten. (Vgl. Fig. 1422, *2* bei *B.*) Oder die einzelne weibliche Blüte von Torreya und Taxus ist einem ganzen Blütenzapfen von Cephalotaxus homolog, dessen untersten 3 oder 4 Deckblätter steril geworden sind, während das Makrosporangium terminal geworden ist. Diese Möglichkeiten hier eingehender zu erwägen, würde zu weit führen. Es muß genügen, auf sie hingewiesen zu haben. Die zweite würde auch die Blütengestaltung von Torreya und Taxus von der Zapfenform ableiten. Jedenfalls aber ist sicher, daß die Blütenbildung von Torreya und Taxus erlaubt, die Gnetaceen an sie anzuschließen.

Die eben dargelegte Auffassung gestattet die Blütenbildung der Coniferen trotz aller Mannigfaltigkeit doch als eine einheitliche zu betrachten. Im Gegensatz zu den Cycadeen[1], aber in Übereinstimmung mit Gingko, fanden wir die Makrosporophylle überall bis auf die Stiele der Makrosporangien rückgebildet, wie dies auch für die Mikrosporophylle im oberen Teile der männlichen Blüten von Juniperus communis nachgewiesen wurde. Bei den Formen mit fleischiger Samenschale (Gingko, Cephalotaxus, Torreya) tritt keine nachträgliche Veränderung der Sporophyllreste ein, ebensowenig bei den mit „Beerenfrüchten“ versehenen Juniperus-Arten. Bei den anderen aber sehen wir diese Auswüchse bilden, die teils als „Arillus“, teils als Samenschuppen funktionieren, und namentlich dann, wenn sie miteinander vereint wachsen als Samenschuppe zur „crux interpretum“ geworden sind.

Zwei Vorgänge sind für die im vorstehenden dargelegte Annahme wesentlich: einerseits eine starke Reduktion des Makrosporophylls, andererseits eigenartige Wachstumsvorgänge an diesem Sporophyllrest, die gegenüber Gingko etwas Neues darstellen. Es handelt sich um Auswüchse, die für das Heranreifen oder die Verbreitung der Samen (oder beides) von Bedeutung sind — Organbildungen, von denen wir annehmen dürfen, daß sie für die große Verbreitung der Coniferen in der Jetztzeit — welche wesentlich von der viel engeren der Cycadeen und der von Gingko abweicht — von erheblicher Bedeutung waren. Ähnliche Weiterentwicklung wird bei Besprechung der Samenbildung (Abhängigkeit der Endospermbildung von der Bestäubung) zu erwähnen sein. Daß man auch anders konstruieren kann (namentlich indem man die Deckschuppen als Sporophylle betrachtet), ist bekannt genug. Es wurde darauf auch bei Besprechung der androgynen Zapfen von Picea kurz hingewiesen. Aber wir erhalten dann kein so einheitliches Bild, wie das oben entworfene. Wir werden es also vorerst als das bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse annehmbarste betrachten dürfen.

Die Einheitlichkeit des „Bauplanes“ der Coniferenblüte, die der vorgetragenen Auffassung zugrunde liegt, bliebe übrigens auch dann erhalten, wenn

[1]) Bei denen übrigens, wenn man Cycas an den Anfang stellt, auch deutlich eine Sporophyllrückbildung sich erkennen läßt. Man kann also sagen, daß die Coniferen einen schon bei den Cycadeen begonnenen Vorgang weiter führen.

man nicht (wie das oben geschah) die Makrosporangien als am Ende eines (stark reduzierten) Fruchtblattzipfels entstehend betrachtet (und zu diesem Sporophyllrest noch einen Sproßachsenrest ergänzt), sondern (einschließlich des Stieles) die ganze Samenanlage als Makrosporangium, mit anderen Worten, wenn man den Ursprung der Makrosporangien auf einem Sporophyll preisgibt.

Die heiß umstrittene Frage, ob ein Tannenzapfen eine Infloreszenz oder eine Blüte sei, scheint mir viel weniger wichtig, als die nach der Homologie der Samenschuppen und des Arillus. Beide Fragen sind miteinander durchaus nicht unmittelbar verknüpft.

Wie es „terminale“ Blätter gibt (z. B. die von Pinus monophylla, die an der Kurztriebachse terminal sind), so kann auch ein Makrosporophyll bzw. dessen vom Makrosporangium fast ganz in Anspruch genommener Rest an einem Sproß terminal auftreten. Denken wir uns z. B. einen Zapfen von Podocarpus mit Einem terminalen Makrosporangium. Unterhalb dessen sterile Schuppenblätter, wie dies bei Torreya (und unserer Ansicht nach auch bei Taxus) tatsächlich der Fall ist.

Wenn wir eine Blüte konstruieren mit terminalem Makrosporangium unterhalb dessen Mikrosporophylle oder sterile Schuppen (die als Blütenhülle funktionieren) stehen, so erhalten wir eine Blütenform, die der entspricht, auf welche sich die Blüten der Gnetaceen zurückführen lassen.

§ 11. Die Blütenbildung der Gnetaceen.

Daß das nicht nur eine Konstruktion ist, zeigen die Blüten der Gnetaceen.

Von diesen hat Ephedra im Bau der Makroprothallien so viel Übereinstimmung mit den Coniferen, daß ihre Verwandtschaft unzweifelhaft ist. Die anderen zeigen zwar abweichende Keimungserscheinungen der Makrosporen. Aber diese lassen sich als abgeleitete deutlich erkennen. Es ist also berechtigt, auch nach einer Übereinstimmung der Blütenbildung mit der der Coniferen zu suchen.

Die Eigentümlichkeit der Gnetaceenblüten besteht in folgendem:

1. Unter den Coniferen konnten wir nur bei Taxus und Torreya an der weiblichen Blüte (im Gegensatz zu der herrschenden Auffassung) eine Blütenhülle unterscheiden. Bei den Gnetaceen ist diese aber viel mehr als bei den genannten Taxaceen von den vegetativen Blätter unterschieden. Liegt hierin schon eine Ähnlichkeit mit den Angiospermenblüten, so tritt diese auch in der Gestaltung der Mikrosporophylle hervor, die den in „Filament“ und „Anthere“ gegliederten Staubblättern der Angiospermen gleichen.

2. Die Blüten sind zwar bei Ephedra und Gnetum getrenntgeschlechtig, Welwitschia aber hat männliche Blüten[1]), welche wie Zwitterblüten aussehen (vgl. Fig. 1440).

3. Dadurch gewinnen sie eine Ähnlichkeit mit Diktoylenblüten, die dadurch gesteigert wird, daß die Mikropyle eine narbenähnliche Ausbildung erhält (vgl. Fig. 1440, *N*). Indes handelt es sich nur um eine äußerliche Ähnlichkeit, nicht um eine wirkliche Übereinstimmung — es wird bei Besprechung der Dikotylenblüten hervorgehoben werden, daß bei ihnen die bei den Coniferen (nach der oben vorgetragenen Auffassung) eingetretene Verringerung der Makrosporophylle nicht stattfindet. Auch die Tatsache, daß bei Gnetaceen Mikrosporenübertragung

[1]) Es mag hier unerörtert bleiben, ob eine männliche Welwitschiablüte nicht etwa einer zwitterigen Infloreszenz von Ephedra entspricht, in der die männlichen Blüten auf zwei Staubblattgruppen (von je drei Staubblättern) verringert sind.

durch Insekten vorkommt, sowie die Übereinstimmung ihres Holzbaues (und der Blattgestaltung von Gnetum) mit dem Verhalten der Dikotylen genügt nicht, um eine nähere Verwandtschaft zwischen Gnetaceen und Dikotylen zu begründen.

Die drei Gattungen der Gnetaceen mögen gesondert besprochen werden, sie sind um so interessanter, als sie höchst wahrscheinlich die letzten Reste einer einst viel reicher entwickelten Gruppe darstellen.

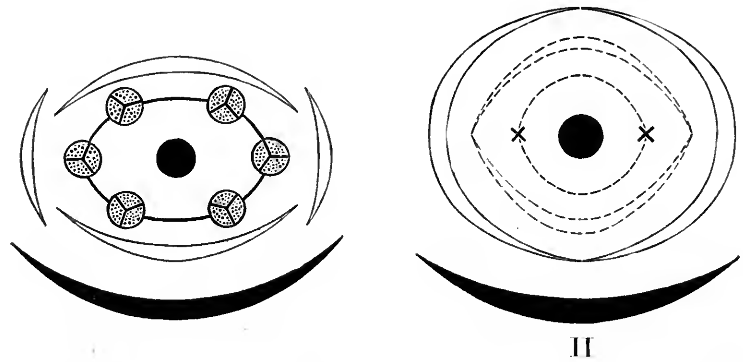


Fig. 1439. Diagramme einer männlichen (*I*) und einer weiblichen (*II*) Blüte von Welwitschia nach Arber. Makrosporangien schwarz angedeutet.

1. Welwitschia. Die Blüten stehen in kolbenförmigen, verzweigten Infloreszenzen (Fig. 1441) in diözischer Verteilung.

Die männlichen haben eine vierzählige Blütenhülle, 6 Staubblätter, die wie das Diagramm in Fig. 1429, *I* zeigt, in zwei Gruppen stehen und unten miteinander verwachsen sind. In der Mitte befindet sich die endständige Samenanlage, deren Mikropyle zu einem einer flachen Narbe gleichenden Gebilde verbreitert ist (Fig. 1440). Das Makrosporangium ist zwar in der männlichen Blüte nicht befruchtungsfähig, aber es steht im Dienste der Bestäubung. Es scheidet Nektar aus, der Hemipteren (Odontopus sexpunctatus) zum Besuche der Blüten veranlaßt, und so die Pollenübertragung auf die weiblichen Blüten, auch abgesehen von der Windbestäubung, ermöglicht. In den letzteren (Fig. 1439, *II*) sind nicht nur zwei Blätter der Blütenhülle, sondern auch die Staubblätter fehlgeschlagen. Das ist freilich nur eine Annahme, da die fehlgeschlagenen Mikrosporophylle entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbar sind. Indes spricht die Analogie mit der männlichen Blüte für diese Vermutung. Die Staubblätter gleichen in ihrer Gestalt insofern denen der Angiospermen, als sie einen fadenförmigen Träger, ein Filament, besitzen. Indes kommt es zur Bildung einer eigentlichen „Anthere“ mit Konnektiv usw. nicht, sondern die drei Mikrosporangien nehmen den

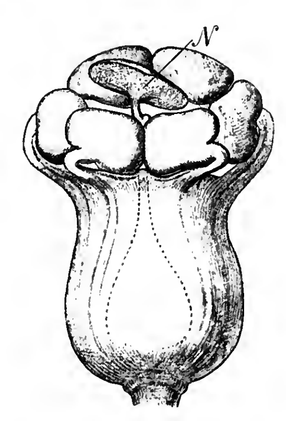


Fig. 1440. Welwitschia mirabilis. Männliche Blüte nach Entfernung der Blütenhülle. *N* Narbenähnliche Spitze des Integumentes der (nicht zur vollen Entwicklung gelangenden) Samenanlage.

Scheitel der Sporophyllanlage ganz für sich in Anspruch [1]). Bemerkenswert ist ihre „Verwachsung“ an der Basis, eine Erscheinung, die in anderer Ausbildung auch bei Ephedra auftritt. Eine Ähnlichkeit mit einem vegetativen Blatt ist bei diesen Mikrosporophyllen nicht mehr vorhanden. In der Dreizahl der Mikrosporangien zeigt Welwitschia noch ein ursprünglicheres Verhalten. Bei Ephedra sind es meist nur noch zwei, doch kommen bei Eph. distachya auch dreizählige „Antheren“ vor. Daß dort, wo die Mikrosporophylle zu ihrer Bildung die Blütenachse ganz in Anspruch nehmen, die Filamente verkürzt werden und statt ihrer die Blütenachse sich streckt, ist nur eine kleine Abweichung. Es ist gleichgültig, ob man diesen Träger als aus Verlängerung der Blütenachse oder als aus Verwachsung der Filamente hervorgegangen betrachten will, da beides im wesentlichen auf dasselbe hinauskommt.



Fig. 1441. Welwitschia mirabilis (nach HOOKER). Weibliche Infloreszenz mit über die Zapfenschuppen hervorragenden Mikropylen.

Das verwachsene Perianth der weiblichen Blüte von Welwitschia, das beiderseits flügelartig auswächst, dient später dem Samen als Flugapparat.

2. Gnetum. Die Blütenstände sollen nicht näher beschrieben werden [2]), erwähnt sei nur, daß in den männlichen Blütenständen noch unvollkommen ausgebildete weibliche Blüten sich befinden, welche vielleicht dieselbe Funktion haben, wie die sterilen Samenanlagen in den männlichen Blüten von Welwitschia. Die männlichen Blüten haben kein (steriles) Makrosporangium mehr. Sie besitzen eine aus zwei verwachsenen Perigonblättern bestehende Hülle und zwei Staubblätter, deren Basis zu einer Säule „verwachsen“ ist, wie bei Ephedra.

Die weibliche Blüte besitzt drei Hüllen, eine dicke, verwachsene äußere, eine dünne mittlere und eine zur Blütezeit oben zu einer dünnen Röhre ausgezogene innerste. Letztere ist zweifellos dem Integument von Welwitschia homolog, nur daß es keine tellerförmige „Narbe“ hat. Die mittlere Hülle ist wohl ein inneres Perianth, welches infolge der starken

[1]) Etwa wie die von Taxus. Vgl. p. 1537.

[2]) Sie stimmen im wesentlichen mit denen von Welwitschia überein, nur daß nicht Eine, sondern eine ganze Anzahl von Blüten in den Achseln der Deckblätter stehen. (Fig. 1442, *10*.)

Verwachsung der äußeren reduziert ist, später wird es zu einer harten Schale, das äußere Perianth wird fleischig.

Ephedra. Die männlichen Blüten (welche z. B. bei Ephedra distachya, wahrscheinlich auch bei anderen Arten deutlich dorsiventral sind) besitzen ein aus zwei schuppenförmigen Blättern bestehendes Perianth und einen Staubblattträger ähnlich dem von Gnetum, nur mit einer größeren Anzahl von Mikrosporangien (Fig. 1442, *6—10*). Gewöhnlich ist eine diözische Blütenverteilung vorhanden. Bei Eph. campylopoda, aber fand WETTSTEIN männliche Infloreszenzen, welche an ihren Enden weibliche Blüten trugen (Fig. 1442, *1* u. *2*), was dem oben (p. 1497) für Abietineen und Juniperus als gelegentlich vorkommend erwähnten Verhalten entspricht) und biologisch mit dem von den männlichen Blüten von Welwitschia berichteten Verhalten (Übertragung der Mikrosporen durch Insekten) übereinstimmt. Die weibliche Blüte (Fig. 1442, *3*) entspricht der von Gnetum, nur daß die mittlere Hülle fehlt, was aber dann nur scheinbar der Fall ist, wenn, wie nach den Untersuchungen von LAND anzunehmen ist, die äußere Hülle aus 4 (2 × 2) Blättern verwachsen ist, während bei Gnetum je zwei Blätter miteinander zu je einer besonderen Hülle verwachsen. Die Blütenhülle wird später zu einer harten, den Samen einschließenden Schale.

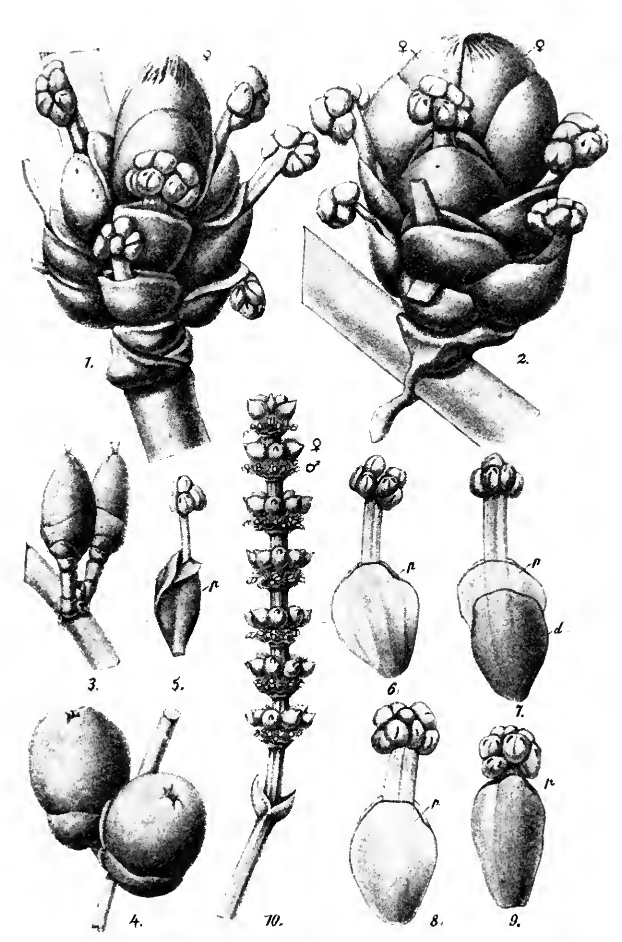


Fig. 1442. *1—9* Ephedra campylopoda nach v. WETTSTEIN. *1* und *2* (ausnahmsweise) zweigeschlechtige Infloreszenzen, die ♀ Blüten im oberen Teil. *3* zwei normale ♀ Blüten. *5—9* männliche Blüten. *p* Blütenhülle. *d* Deckblatt. *10* zweigeschlechtliche Infloreszenzen von Gnetum Gnemon nach BLUME.

Nach der hier vorgetragenen Anschauung sind die Blüten aller Gnetaceen im wesentlichen übereinstimmend gebaut, und stehen alle in mehr oder minder zapfenförmigen Infloreszenzen. Sie haben ebensowenig

wie die der Coniferen deutlich erkennbare Makrosporophylle. Die Blütenhülle ist nicht nur beim Knospenschutz, sondern bei der Samenverbreitung beteiligt. Die Übereinstimmung im Aufbau der weiblichen Blüten zwischen den mit Blütenhülle versehenen Taxaceen (Torreya und Taxus) und denen der Gnetaceen tritt ohne weiteres hervor.

Hier sei nur noch bemerkt, daß den meisten Coniferen gegenüber die weiblichen Gnetaceenblüten eine andere „Entwicklungstendenz“ aufweisen. Während bei den ersteren der „Gestaltungstrieb“ sozusagen mit dem Sporophyllauswuchs spielt, den er mannigfach ausgestaltet und für Samenentwicklung und Verbreitung bereit stellt, spielt er bei den Gnetaceen mit dem Perianth. Dies wird bald in der Zahl umgeändert, bald als harte, bald als fleischige Hülle für Heranreifen und Verbreitung des Samens benutzt. Die Narbenfunktion der Mikropyle treffen wir, wie bei Besprechung der Makrosporangien und der Bestäubung anzuführen sein wird, auch bei einigen Coniferen.

Zweites Kapitel.

Die Sporangien.

§ 1. Mikrosporangien. Allgemeines.

Die Mikrosporangien der Gymnospermen gehören, ebenso wie die der Angiospermen dem eusporangiaten Typus an. Aber ein wichtiger Unterschied zwischen beiden Abteilungen besteht darin, daß die Gymnospermen mit Ausnahme von Ginkgo noch wie die Pteridophyten ein Exothecium[1]) haben; d. h. daß die äußerste Zellschicht durch ihren anatomischen Bau den Öffnungsapparat für die Sporangien liefert, während die Angiospermen typisch ein Endothecium[1]) aufweisen, d. h. eine innere Zellschicht den Öffnungsvorgang besorgt. Die mannigfachen Abweichungen von diesem Typus bei den Angiospermen können die allgemeine Regel nicht ändern. Sie werden später zu erwähnen sein. Daß im übrigen die charakteristischen Eigenschaften der Sporangien: aus einem „Archespor“ hervorgegangenes sporogenes Gewebe, Vierteilung von Sporenmutterzellen mit „Reduktion“ der Chromosomen, Tapetenzellen und (wenigstens ursprünglich) mehrschichtige Wand auch den Gymnospermen — Mikrosporangien zukommen, ist ja schon durch die Namengebung ausgedrückt. Die Übereinstimmung zwischen den Sporangien der Pteridophyten und den pollenbildenden Organen der Samenpflanzen wurde zuerst von H. v. Mohl (Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau cryptogamischer Gewächse. Flora 1833) erkannt, und so den Entdeckungen Hofmeisters vorgearbeitet.

§ 2. Mikrosporangien der Cycadeen.

Als Beispiel sei Stangeria schizodon besprochen, welche im Münchener botan. Garten alljährlich mehrmals männliche Blüten hervorbringt. Die keulenförmigen Sporangien sind dorsiventral. Sie haben einen kurzen Stiel (*St.* Fig. 1443, *I*) und sind nach der Sporophyllfläche hin gebogen.

[1]) Die Bezeichnungen rühren her von Purkinje (De cellulis antherarum fibrosis . . . Breslau, 1830.

Die Längsspalte, mit der sie sich öffnen, ist der Sporophyllunterseite abgewandt (bei 0 Fig. 1441, *I*). Die Sporangien sind also longizid, wie die aller eusporangiaten Farne [1]) (p. 1161). Die Öffnungsstelle ist durch kürzere und weniger stark verdickte Zellen vorgebildet. Die Exotheciumzellen sind in der Längsrichtung des Sporangiums gestreckt; nur auf dem Scheitel befindet sich eine Kappe von kurzen Zellen. Eine solche besitzen auch andere Cycadeen-Mikrosporangien.

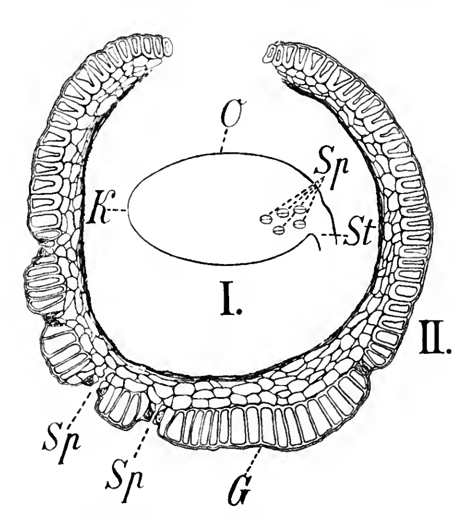


Fig. 1443. Stangeria schizodon.
I. Mikrosporangium schwach vergrößert in Außenansicht. *St* Stiel, *Sp* Spaltöffnungen, *O* Oberseite, *K* Stelle der „Kappe".
II. Stärker vergrößert, Mikrosporangienwand im Querschnitt. 5 Spaltöffnungen (*Sp*) sind getroffen.

Warming [2]) verglich das Exothecium der Cycadeen-Mikrosporangien mit dem Annulus der Farnsporangien und findet eine Ähnlichkeit mit der Ausbildung der Sporangien von Osmunda und Angiopteris. Dem letztgenannten Vergleich wird man nur zustimmen können, nicht aber dem mit einem Farn-Annulus. Dieser Begriff stammt her von einer in der Jetztzeit besonders stark entwickelten, aber nichts weniger als ursprünglichen Gruppe, der der Leptosporangiaten.

Es wurde im 2. Teil d. B. (p. 1174/1175) zu zeigen versucht, daß die „Eusporangiaten" noch keinen „Annulus" haben, dieser vielmehr erst bei den Leptosporangiaten durch Differenzierung der ursprünglich gleichartigen Exotheciumzellen in „aktive" und „passive" entsteht.

Die Cycadeenmikrosporangien gehören wie die der eusporangiaten Farne zu einem „primitiven" Sporangientypus, bei welchem man von einem „Annulus" noch nicht reden kann. Vielmehr verhalten sich (abgesehen von der Haube der Öffnungsstelle und wohl auch dem ihr gegenüberliegenden Streifen der Sporangienwand) offenbar alle Exotheciumzellen aktiv. Ihre Gestaltänderung bei Wasserverlust bedingt, daß das geöffnete Sporangium zu einem kahnförmigen Gebilde wird, aus welchem die Sporen leicht herausfallen.

Wie erwähnt hat schon Warming die Mikrosporangien mit den Sporangien von Marattiaceen wie Angiopteris verglichen (vgl. Fig. 1173). Letztere gleichen den Mikrosporangien der Cycadeen nicht nur durch die am Scheitel befindliche Kappe kurzer Zellen (die aber nicht einem Annulus entsprechen), sondern auch darin, daß sie auf der der Öffnungsspalte abgekehrten Seite dünnwandige, wohl als Scharnier wirkende Zellen besitzen. Diese Verschiedenheit gegenüber den auf den Seitenteilen des Sporangiums liegenden Zellen tritt auch bei den Mikrosporan-

[1]) Die Öffnung durch Poren (die sich unter den Gymnospermen bei Gnetaceen findet, ist ebenso wie bei der Marattiacee Danaea offenbar nur durch Verkürzung der Längsspalte zustandegekommen. Vgl. p. 1173.

[2]) E. Warming, Bidrag til Cycadeernas Naturhistorie. Ofvers. over d. K. D. Videnskabs Selsk. Forhandl. 1879.

gien von Stangeria, wie der Querschnitt Fig. 1443 zeigt, nur etwas weniger auffallend als bei Angiopteris hervor.

Wenn wir dazu nehmen, daß die Mikrosporangien der Cycadeen oft in Sori angeordnet sind, so tritt die Übereinstimmung mit den Marattiaceensporangien noch deutlicher hervor. Daß die sporogenen Zellen der Cycadeenmikrosporangien sich, wie Verf. schon früher vermutete, von einem Archespor ableiten, zeigt Fig. 1444, 3.

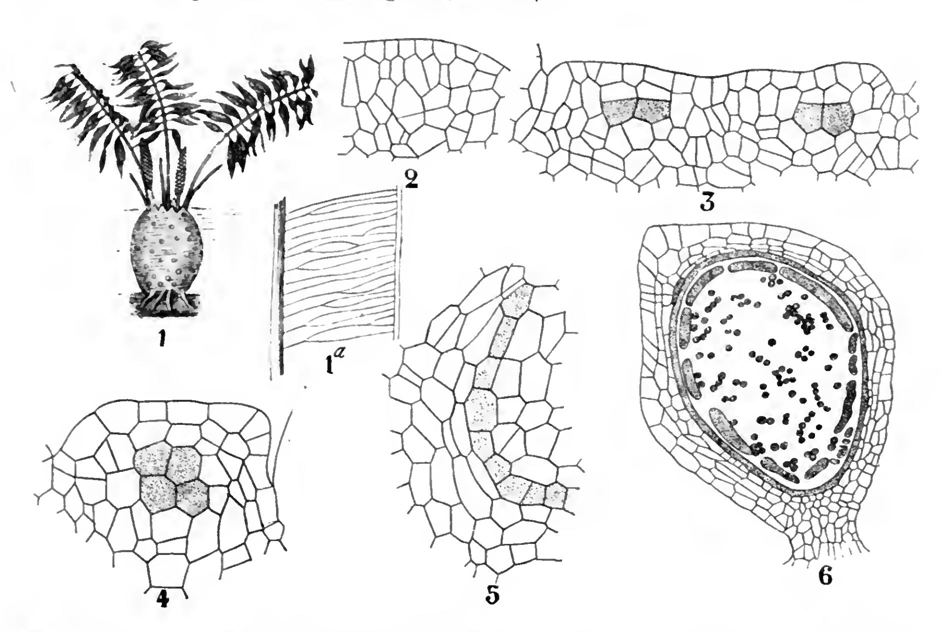


Fig. 1444. Stangeria paradoxa nach Warming und Lang. *1* Habitus. *1a* Nervatur. *2—6* Entwicklung der Mikrosporangien. Bei *3* das punktierte Archespor deutlich hervortretend, bei *5* und *6* sind die Tapetenzellen punktiert.

Von Interesse ist, daß die Mikrosporangien (wie auch die einiger anderer Cycadeen) in ihrem Exothecium Spaltöffnungen besitzen (Fig. 1443). Es zeigt das besonders deutlich, daß das „Exothecium" nichts anderes ist, als eine eigenartig ausgebildete Epidermis. Bei anderen Gymnospermen hat es, soweit bekannt, die Fähigkeit Spaltöffnungen zu bilden ganz und gar verloren, auch in der Wand der Mikrosporangien der Angiospermen sind meines Wissens Spaltöffnungen nicht beobachtet worden. Diese Spaltöffnungen sind im unteren Teil der Sporangienwand in wechselnder Zahl und Anordnung vorhanden. In dem in Fig. 1443, *1* abgebildeten Falle waren es auf der gezeichneten Hälfte der Sporangienwand 5, ich zählte aber auch 10, so daß 20 wohl als Maximalzahl betrachtet werden kann. Der massige Bau der Sporangien und ihre Lage zwischen den Sporophyllen mag eine Erleichterung des Gasaustausches durch die Spaltöffnungen erwünscht erscheinen lassen.

§ 3. Mikrosporangien der Ginkgoaceen und Coniferen.

Zahl und Gestalt der Mikrosporangien wurde bei Besprechung der männlichen Blüten kurz geschildert. Hier handelt es sich also nur um deren Bau und Öffnungsart.

Es wurde schon erwähnt, daß auch die Coniferenmikrosporangien ein Exothecium besitzen, Ginkgo aber ein Endothecium aufweist[1]).

Die Art und Weise der Wandverdickung des Exotheciums hier zu schildern, würde zu weit führen. Es sei nur erwähnt, daß die Wandverdickung eine weniger ausgedehnte ist als bei den Cycadeen und sich auf einzelne Verdickungsleisten beschränkt. Wie weit diese bei den verschiedenen Gruppen verschieden ausgebildet sind, scheint nicht näher untersucht zu sein.

Dagegen soll die Öffnungsart Erwähnung finden, weil sie in verschiedener Hinsicht von Interesse ist[2]).

Es kehren hier ähnliche Probleme wieder wie sie bei den Sporangien der Farne besprochen wurden. Wie dort teils longizide, teils brevizide (mit Übergängen, bei denen die Öffnung schief zur Längsachse der Sporangien erfolgt) Öffnungsart vorkommt, so wurde auch für die Mikrosporangien der Coniferen teils Öffnung durch Längs-, teils durch „Querrisse" angegeben. Die Untersuchung ergab indes, daß auch bei den Coniferen die longizide Öffnungsweise die ursprüngliche ist, und daß Abweichungen mit der verschiedenen Lage der Blüte zusammenhängen.

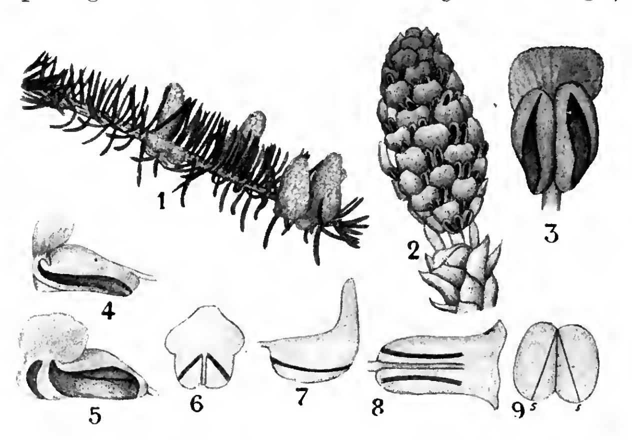


Fig. 1445. *1* Picea excelsa. Zweig mit aufgerichteten männlichen Blüten. *2* männliche Blüte mit geöffneten Mikrosporangien. *3* einzelnes Mikrosporophyll, vergr., von unten. *6—9* (Orig.) Schema für den Verlauf der Öffnungslinie. *6* Blütensporophyll von vorn, *7* von der Seite, *8* von unten, *9* im Querschnitt der Sporangien. (*2—3* nach Beissner, sonst Orig.)

Eigenartig ist das Verhalten der Mikrosporangien von Ginkgo biloba. Sie öffnen sich durch einen Längsriß, der aber nicht (wie oft angegeben wird) nach außen, sondern auf den einander zugekehrten Seiten der Sporangien gelegen ist[3]). Jedes Sporangium führt dann aber eine Drehung um etwa 90° aus und öffnet sich weit kahnförmig (Fig. 1422, *3*), so daß die Öffnung (an dem horizontal gedachten Sporophyll) jetzt nach unten bzw. außen sieht, und die Mikrosporen vom Wind leicht weggeführt werden können.

Bei den Abietineen findet eine Öffnung durch Längsspalten da statt, wo die Mikrosporangien nach abwärts gekehrt sind. Das ist dann der Fall, wenn die Blütenachse aufrecht oder horizontal ist (Picea, Fig. 1445, *1* Pinus). Bei den nach abwärts gekehrten männlichen Blüten von Abies, Larix und Pseudotsuga öffnen sich die Sporangien durch einen schief zur Längs-

[1]) Irgend welche „Bezüge" für diese Verschiedenheit sind nicht bekannt.

[2]) Vgl. Goebel, Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen, Flora 91 (1902) p. 237 ff.

[3]) Man könnte das in Zusammenhang bringen mit der Annahme, daß die zwei Mikrosporangien nur die Reste einer ursprünglich größeren Anzahl darstellen, bei denen die Lage der Öffnungsstelle etwa mit der der Equisetumsporangien übereinstimmte.

achse gestellten Riß (Fig. 1445, *4, 5, 6, 7*). Bei Abies und Larix verläuft der Öffnungsriß mehr schief oder fast quer zur Längsachse des Mikrosporangiums. Die Sporangienwand wird in eine kleinere obere und eine größere untere Hälfte zerlegt. Es entsteht dadurch bei Larix ein nach unten gerichteter „Ausguß", welcher eine rasche Entleerung des Pollens bedingt. Wenn auch die Richtung des Risses bei Abies sich dem Querverlauf nähert, ist sie doch nirgends wirklich quer. Da auch bei den mit einer Längsspalten aufspringenden Sporangien von Picea diese schief zur Längsachse des Sporangiums verläuft, so handelt es sich um eine mehr oder minder starke Verschiebung dieser Richtung, ein Vorgang, für den wir auch bei den Farnsporangien Beispiele kennen gelernt haben.

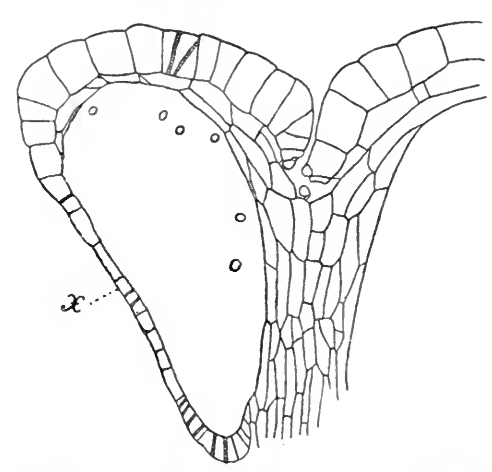


Fig. 1446. Taxus baccata. Teil eines Längsschnittes durch ein Mikrosporophyll. Im Exothecium Verdickungsleisten. Bei x dünne Stellen, an der sich die Wand später umstülpt.

Bei Taxus ist der Öffnungsvorgang dadurch ein verwickelter, daß die Sporangien miteinander zusammenhängen. Dementsprechend tritt nur an der nach abwärts gerichteten Spitze jedes einzelnen noch ein kurzer Längsspalt auf, dann führt die zusammenhängende Außenwand der Sporangien eine „Schirmbewegung" nach außen aus, die ihr durch ein zentrales Gelenk ermöglicht wird, das in Fig. 1446 rechts oben zu sehen ist. (Einzelheiten a. a. O.)

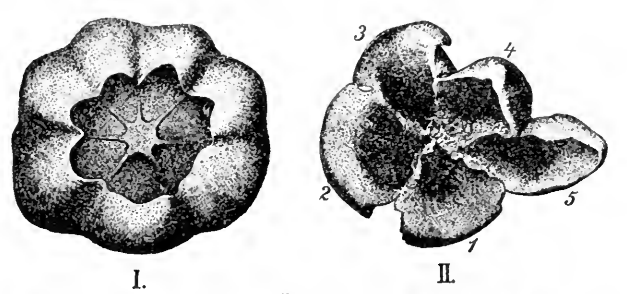


Fig. 1447. Taxus baccata. Öffnung der Mikrosporangien eines Mikrosporophylls. *I* Anfangs-, *II* Endstadium.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, daß die Mikrosporangien der Gymnospermen ebenso wie die der eusporangiaten Farne ursprünglich alle longizid sind, daß aber die Art des Öffnens ebenso wie wir dies bei den Farnsporangien sahen, im Zusammenhang mit der verschiedenen Lage eine Änderung erfahren kann.

§ 4. **Mikrosporen.**

Die Mikrosporen der Gymnospermen sind (wie schon Mohl erkannte) von den Sporen der Pteridophyten nach Entstehung und Bau nicht wesentlich verschieden. Wie diese (vgl. S. 1162) sind sie entweder (wenn nicht eine nachträgliche Abrundung eintritt) kugeltetraedrisch oder bohnenförmig (dorsiventral). Sie besitzen eine Umhüllung durch eine

kutikularsierte „Exine“ die nicht mehr oder nur wenig wachstumsfähig ist und eine „Intine“, aus der später der Pollenschlauch hervorgeht.

Aus ihrer Entstehung ergibt sich auch, daß die Mikrosporen wie die Sporen der Pteridophyten polarisiert sind; sie besitzen eine Basis, die der Außenseite der Sporenmutterzelle zugekehrt ist und eine „Spitze“ [1]), — die an dem den Schwesterzellen zugekehrten Teil liegt.

Sonderbarerweise kann man der Literatur nicht entnehmen, wie die Mikrosporen der Gymnospermen polarisiert sind [2]), d. h. ob die Prothallienbildung auf der Seite erfolgt, mit der sie einander zugekehrt sind, also an der Spitze, oder auf der Außenseite, der Basis. Letzteres schien mir zunächst wahrscheinlicher. Die Entscheidung mußte am leichtesten bei Pinus zu treffen sein. Die Gestalt der Mikrosporen ist bei dieser Gattung deutlich dorsiventral. Sie haben eine Breitseite, auf der die Prothallienbildung erfolgt, eine Schmalseite, auf der der Pollenschlauch auswächst. Es fragt sich nur, welche der beiden Seiten der Spitze entspricht.

Die Untersuchung von Pollentetraden von Pinus Pumilio ergab (gegen meine Erwartung), daß die Breitseite die apikale, die Schmalseite die basale ist. Dies ergibt sich aus dem Auftreten der beiden, durch Ausstülpungen der Exine entstehenden Luftsäcke.

In Fig. 1448 ist eine Pollentetrade gezeichnet, in der zwei Zellen quer, zwei längs liegen. Von ersteren sieht man die eine demgemäß von der Längsseite, die zwei anderen Zellen sind im optischen Querschnitt gesehen. Die Luftsäcke entstehen in der Längsrichtung. Man sieht also bei den querliegenden Mikrosporen beide, bei den beiden längsliegenden nur eine (*F*, *F* Fig. 1448). Daraus ergibt sich, daß die Prothallienbildung am apikalen, die Schlauchbildung am basalen Pol des Spore stattfindet. Man kann das als Stütze für die Ansicht verwenden, daß der Pollenschlauch ursprünglich ein Haustorium des Prothalliums darstelle. Bei den Angiospermen bieten die Tetraden der Orchideen ein Mittel zur Entscheiduug der uns interessierenden Frage. Zeichnungen, die Herr Dr. Hirmer mir zur Verfügung stellte, erwiesen für Maxillaria variabilis — und ebenso werden sich wohl die anderen verhalten —, daß die generative

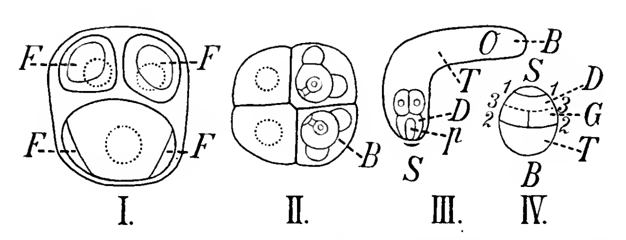


Fig. 1448. *I* Pollentetrade (nur drei Pollenmutterzellen sichtbar) von Pinus montana. *F* Flügel der Mikrosporen. Kerne punktiert. *II* Schema für die Lage der Mikrosporen innerhalb einer Sporenmutterzelle (alle 4 Tochterzellen sichtbar), *B* Basis. *III* Schema für die Mikrosporenkeimung der Cycadeen, *S* Spitze, *B* Basis, *p* Prothalliumzelle, *D* Dislokator, *T* Schlauch. *IV* dasselbe vor der Keimung (schematisch, gegenüber *III* um 180° gedreht).

[1]) Bei den dorsiventralen Sporen ist sie natürlich durch eine Längskante gebildet.

[2]) Die Polarisierung bedeutet, wie zur Verhütung von Mißverständnissen bemerkt sei, zunächst nur die Verschiedenheit zwischen dem sich weiter entwickelnden und dem untätig bleibenden Ende der Spore, nicht etwa die Verschiedenheit der Organbildung aus Keimling. Wo z. B. bei Farnsporen das erste Rhizoid auftritt, wird offenbar vielfach von äußeren Einwirkungen, namentlich dem Lichte bestimmt. Meist steht es an der Basis des Keimschlauches — unter Umständen kann es sich aber auch an anderer Stelle entwickeln. Vgl. z. B. die Abbildungen Knys für Osmunda in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII (1872) Taf. I Fig. 3 und 8.

Zelle (Antheridiumzelle) nach außen, die Schlauchzelle nach innen liegt — also ist die Polarität hier umgekehrt wie bei Pinus. Ob das mit dem Wegfall der Prothallienbildung oder anderen Ursachen in Verbindung steht, bleibt zu untersuchen. Daß aber bei den Angiospermen die Schlauchbildung selbst nicht immer von vornherein örtlich bestimmt ist, zeigen Mikrosporen wie die von Cucurbita, Campanula u. a., bei denen die Schlauchbildung an verschiedenen Stellen der Exine stattfinden kann (polysiphone Mikrosporen). Darauf wird bei Besprechung der Angiospermen-Mikrosporen einzugehen sein. Wir sehen also, daß bei Pinus (und ebenso dürften sich die anderen noch ein Prothallium bildenden Gymnospermen verhalten) das Prothallium an der Spitze, die schlauchbildende Zelle an der Basis der Mikrospore angelegt wird. Die Stelle, an der sich der Pollenschlauch entwickelt, ist mit einer dünneren Membran versehen, hier falten sich die Mikrosporen deshalb beim Austrocknen leicht ein. Die Anbringung des Prothalliums (und Antheridiums) an der Spitze des Prothalliums, der Stelle also, die der schlauchbildenden gegenüber liegt, hat auch eine Einrichtung notwendig gemacht, welche die aus dem Antheridium entstandenen Gameten in den Pollenschlauch bringt. Diese wird sich bei Besprechung der Mikrosporenkeimung ergeben.

Zunächst sei auf einen Unterschied in dem Verhalten der Pollenschläuche hingewiesen, der, trotzdem er schon früher hervorgehoben wurde[1]), bisher keine Beachtung gefunden hat.

Die Schläuche öffnen sich nämlich bei den Cycadeen und Ginkgoaceen an der Spitze, sie sind „akrogam", bei den Coniferen an der Basis (basigam). Es erscheint mir dieser Unterschied so bedeutungsvoll, daß man danach die Gymnospermen in zwei Gruppen, akrogame (Cycadeen und Ginkgoaceen) und basigame einteilen kann. Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß die akrogamen solche mit aktiv beweglichen Mikrogameten. die basigamen solche mit passiv beweglichen sind. Mit dieser Verschiedenheit steht also auch die der Pollenschläuche in engster Beziehung.

Das Verhalten der Angiospermen läßt sich vielleicht als eine weitere Steigerung der Akrogamie auffassen.

§ 5. Die Mikrosporenkeimung.

Die Keimung der Mikrosporen bei den Gymnospermen ist von besonderem Interesse, weil sie deutlich die Rückbildungsvorgänge erkennen läßt, welche gegenüber den Mikrosporen der Pteridophyten eingetreten sind, Rückbildungen, welche innerhalb der Gymnospermen in verschiedener Abstufung auftreten und bei den Angiospermen ihren höchsten Stand erreichen. Sie betreffen die Ausbildung des Mikroprothalliums[2]), die des Antheridiums und der Gameten. Außerdem aber tritt als neue Eigenschaft gegenüber den heterosporen Pteridophyten die Bildung eines Pollenschlauches[3]) auf, dem man gewöhnlich (wenigstens bei den Angiospermen) nur die Aufgabe zuschreibt, die Mikrogameten zu den Makrogameten, welche in der im Makrosporangium gebliebenen Makrospore liegen, zu befördern.

---

[1]) In der englischen Übersetzung der 1. Aufl. d. B. (Oxford 1905) p. 612.

[2]) Zuerst gesehen von Fritsche (Über den Pollen, 1837). Die Bezeichnung „Stielzelle" rührt her von Schacht (Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1854, p 151). Sie bezieht sich nur auf die Form und ist nicht etwa wegen der Übereinstimmung mit der „Stielzelle" eines Antheridiums aufgestellt.

[3]) Entdeckt von Amici 1823 bei Angiospermen.

Das ist aber keineswegs seine einzige Funktion.

In den basigamen „Pollenschläuchen“ gelangen die Gameten in die Schlauchspitze, in den akrogamen bleiben sie an Ort und Stelle. Hier erscheint der schlauchförmige Auswuchs der Mikrosporen ohne weiteres als ein Haustorium, welches die auf dem Nucellus keimende Mikrospore verankert und ihr Wasser und darin gelöste Stoffe zuführt. Später wird der Haustorialschlauch (namentlich durch eine von ihm wohl infolge eines chemotropischen Reizes ausgeführte Biegung) auch dazu verwandt das die Gameten enthaltende Ende in unmittelbare Nähe der Archegonien zu bringen (Fig. 1452, *2*). Auch die akrogamen Mikrosporenschläuche sind zunächst Haustorien, welche die auf dem Makrosporangium parasitisch lebende Mikrospore aussendet. Erst später wird der vom Haustorium gebildete Kanal dazu benutzt, die Befruchtungskörper an Ort und Stelle zu bringen. Wer an phylogenetischen Spekulationen Gefallen findet, könnte also annehmen, daß der Pollenschlauch ursprünglich als Haustorium der keimenden Mikrospore entstanden ist (wie ja auch die Makrospore bei vielen Samenpflanzen Haustorien bildet) und erst sekundär seine andere Funktion übernahm.

Es ist diese Funktion auch im Auge zu behalten für die morphologische Deutung der Mikrosporenkeimung.

Diese hat oft an die Antheridien der leptosporangaten Farne angeknüpft[1]), dabei aber außer acht gelassen, daß die Cycadeen nicht mit diesen, sondern mit den eusporangiaten Farnen die meiste Übereinstimmung aufweisen, wie sie z. B. im Bau der Mikrosporangien deutlich hervortreten. Bei den Eusporangiaten aber sind eingesenkte Antheridien typisch, nicht solche mit nach außen gewölbten kuppelförmig gestalteten Wandzellen.

Die Entwicklungsvorgänge sind in den Mikrosporen aller Gymnospermen wesentlich übereinstimmende, es variieren nur die Zahlenverhältnisse der Teilungen.

a) Bei den Cycadeen gilt im allgemeinen das Schema Fig. 1448, *IV*, in welchem — aus Gründen, die sich aus dem Folgenden ergeben — die Mikrospore schon gestreckt gezeichnet ist. Es wird zunächst eine Prothalliumzelle *S* durch die Wand *1* abgegliedert, dann die teilweise als Antheridiummutterzelle betrachtete Zelle zwischen *1* und *2*, die durch eine Teilungswand *3* (punktiert) in die beiden Zellen *G* und *D* zerfällt. Die Zelle *T* ist die zum Pollenschlauch auswachsende. Wenn sie vielfach als Deckelzelle des Antheridiums betrachtet wird, so widerspricht das der Entwicklung, die wir bei den Antheridien der Pteridophyten kennen gelernt haben. Hier wird die Deckelzelle stets von der Antheridiummutterzelle abgegliedert, sie ist nicht deren Schwester-, sondern deren Tochterzelle. Man müßte also, um die Übereinstimmung zu retten, den ganzen, nach Abgliederung der Prothalliumzelle übrig bleibenden Innenraum der Mikrospore als Antherdiummutterzelle betrachten, dann kann man tatsächlich die Zelle *T* mit einer Deckelzelle vergleichen. Die Zelle zwischen *1* und *2* ist dann die Urmutterzelle der Spermatozoiden. Sie teilt sich aber in eine steril bleibende *D* und eine fertile *G*, welche zwei riesige Spermatozoiden liefert. Verf. hat die Zelle *D* a. a. O. als Dislokatorzelle be-

[1]) So z. B. Chamberlain in seinem „diagram illustrating the homologies between the plant of an ordinary polypod fern antheridium and the pollen tube structures of a cycad. Botanical gazette, 47 (1909) p. 231. Da zwischen den leptosporangiaten Polypodiaceen und den Cycadeen keinerlei direkte verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, kann man auch keine Homologien zwischen den Antheridien der Polypodiaceen und der Mikrosporenkeimung der Cycadeen erwarten.

zeichnet. Die Prothalliumzelle wölbt sich hier wie bei Gingko in die Dislokatorzelle hinein (vgl. Fig. 1448, *II p*), letztere umfaßt dann die erstere. Der Dislokator erscheint als steril gewordene Antheridiumzelle, die als „Stielzelle“ zu bezeichnen (wie das üblich ist) nur ganz äußerliche Gründe vorliegen. Daß in den Antheridien gegenüber denen der Pteridophyten eine Reduktion in der Zahl der fertilen, d. h. Spermatozoiden liefernden Zellen stattgefunden hat, ist zweifellos. Es wird diese Annahme auch dadurch nahe gelegt, daß bei Microcycas, wie Caldwell gefunden hat, noch 16 Spermatozoiden in jeder Mikrospore gebildet werden. Wir würden also nach dieser Auffassung bei den Cycadeen und Ginkgo bei der Mikrosporenkeimung antreffen: nur Eine Prothalliumzelle und Ein Antheridium. Die Tatsache, daß in den Cycadeenmikrosporen die Prothalliumzelle erhalten bleibt (nicht wie bei vielen Coniferen nach kurzer Zeit zusammengedrückt wird), legt die Vermutung nahe, daß sie eine Funktion auszuüben hat, ebenso, wie die mit ihr so eigentümlich zusammengelagerte Dislokatorzelle. Da sie beide an Stärke reich sind, könnte man annehmen, daß hier Material für das Wachstum des Pollenschlauches abgelagert sei. Aber selbst wenn dies der Fall sein sollte (bei der meist parasitischen Ernährung des Pollenschlauches ist es nicht sehr wahrscheinlich) möchte ich noch eine andere Funktion vermuten. Mir scheint es kaum zweifelhaft, daß der eigentümliche Apparat, welcher durch die Prothalliumzelle und die Dislokotarzelle gebildet wird, die Aufgabe hat, den Pollenschlauch zu öffnen. Die Prothalliumzelle grenzt an das basale Ende des Pollenschlauchs an. Denken wir uns die ringförmige Stielzelle und die Prothalliumzelle beide unter hohem Turgordruck stehend. Die Prothalliumzelle ist von der Stielzelle umgeben, und diese liegt an der Spitze des Pollenschlauchs. Es wird ein Reißen also am leichtesten an dem am wenigsten dehnungsfähigen Anheftungsende der Prothalliumzelle eintreten, wo die kutikularisierte Exine vorhanden ist. Dort wirkt der vereinte Druck von Prothallium- und Dislokotarzelle ein und bringt dies Stück zum Reißen. Ist dies der Fall, so muß der Inhalt des Pollenschlauchendes durch den so entstandenen Riß herausgepreßt werden. Die Stärkeanhäufung in dem Öffnungapparate, wie er kurz genannt sei, würde dann nur ein vorübergehendes Stadium darstellen. Aus der Stärke werden später lösliche, einen starken osmotischen Druck herstellende Verbindungen (Glykose?) entstehen.

b) Keimung der Mikrosporen der Coniferen. Der Bau der Mikrosporen ist bei den verschiedenen Gruppen ebensowenig gleichartig als ihr Verhalten bei der Keimung. Zunächst lassen sich zwei Mikrosporentypen unterscheiden: solche mit Luftsäcken und solche ohne. Zu ersteren gehören die der Abietineen, deren Pollen durch zwei seitliche im fertigen Zustand mit Luft gefüllte Exineblasen (Fig. 1448, *II*) eine längere Schwebefähigkeit in der Luft erhalten. Bezeichnenderweise kehrt dasselbe wieder bei Podocarpus (Fig. 1449), Dacrydium (Fig 1450) und Microcachrys. Einen anderen Typus stellen z. B. die Mikrosporen von Juniperus dar, deren Intine bei Wasserzutritt stark quillt und die Exine absprengt.

Die Prothalliumbildung tritt in verschiedener Ausbildung auf, aber nirgends ist das Prothallium ein bleibendes. Selbst bei Araucaria und Podocarpus, wo es seine größte Entwicklung erreicht, werden seine Zellwände aufgelöst. Bei den Abietineen werden die 2—3 Prothalliumzellen frühzeitig zusammengedrückt. Bei den untersuchten Cupressineen und Taxodineen unterbleibt die Prothalliumbildung ganz. Die Mikrospore

wird also (abgesehen vom Schlauch) vollständig zur Bildung eines Antheridiums verwendet.

Der Dislokator ist dagegen bei den Abietineen, im Gegensatz zu der Unterdrückung der Prothallienbildung, stark entwickelt. Er dient nach unserer Auffassung dazu, die beiden aus der fertilen Antheridiumzelle entstandenen generativen Zellen loszulösen, indem er (wie es scheint) platzt und sie in den Mikrosporenschlauch befördert. In diesem werden sie dann (wahrscheinlich durch Plasmaströmungen) bis zur Spitze gebracht. Der Pollenschlauch öffnet sich an dieser, die aber der Basis der Mikrospore entspricht (vgl. Fig. 1448), er ist basigam. Eines besonderen Öffnungsmechanismus bedarf es hier — wo keine widerstandsfähige Exine, sondern nur eine weiche aus der Intine hervorgegangene Schlauchwand vorhanden ist — nicht.

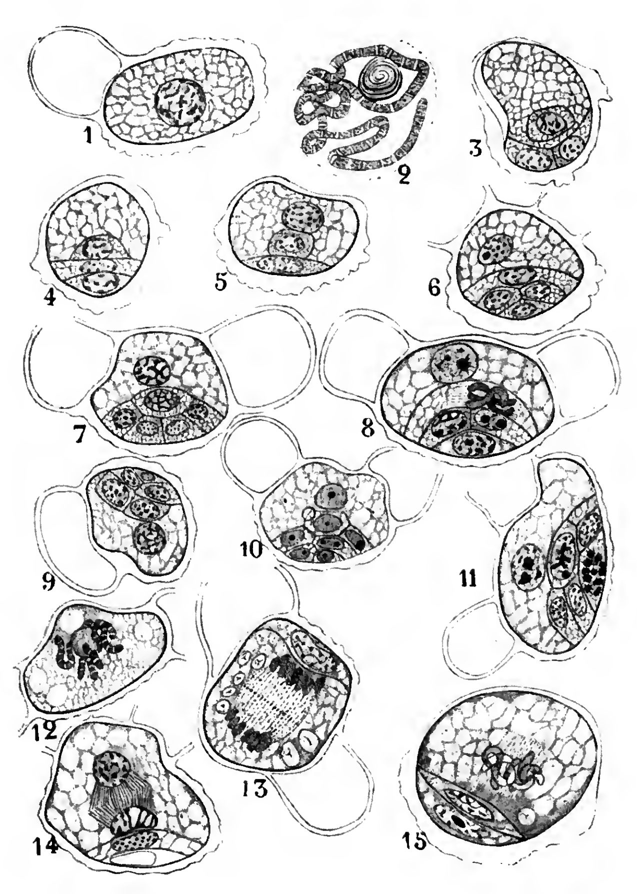


Fig. 1449. Mikrosporenkeimung am Podocarpus nach Burlingame (*2*, *12—15* P. nivalis, die übrigen von P. totarra Hellii. *1* Ungekeimte Mikrospore (nur eine der beiden Exineblasen gezeichnet). *8* die generative Zelle ist im Begriff sich in zwei zu teilen, 3 Prothalliumzellen sichtbar.

Bei den Angiospermen tritt eine weitere Reduktion ein. Hier fällt nicht nur (wie bei den Cupressineen) die Prothallienbildung, sondern auch die Entstehung einer Dislokatorzelle aus. Das kann schon deshalb leicht geschehen, weil eine feste Abgrenzung zwischen Schlauchzelle und Gametenmutterzelle nicht mehr eintritt.

Eine geringere Ausbildung oder ein Fehlen der Dislokatorzelle wird man erwarten können wenn die Loslösung der generativen Zellen auf andere Weise erfolgt.

Das ist der Fall z. B. bei den Podocarpeen (Fig. 1449 und 1450) und Araucarieen. Die Prothalliumzellen (in denen auch Längsteilungen auftreten) sind in großer Zahl vorhanden (bei Agathis nach Thomson

30—40). Sie werden nicht zusammengedrückt, sondern durch Auflösung ihrer Wände frei [1]) — wobei auch die generativen Zellen losgelöst werden. Leider ist ihr Schicksal gerade bei diesen Pflanzen nicht mit Sicherheit ermittelt. Aber es ist wohl anzunehmen, daß eine Dislokatorzelle nicht (oder doch nicht stark) entwickelt wird, im Zusammenhang damit, daß durch die Ablösung des Prothalliums auch die generativen Zellen frei werden.

Wir finden somit bei den Gymnospermen in den Mikrosporen, denen der lebenden heterosporen Pteridophyten gegenüber einmal eine Rückbildung der vegetativen Zellen des Gametophyten, welche bis zu ihrem vollständigen Verschwinden gehen kann, aber innerhalb der einzelnen Gruppen in verschiedenem Grade auftritt. Sodann eine Rückbildung des Antheridiums, das nur aus zwei Gametenmutterzellen besteht, von denen eine steril geworden und bei manchen als „Dislokator“ ausgebildet ist. Immerhin tritt bei der Mikrosporenkeimung noch eine Mannigfaltigkeit auf, welche absticht gegenüber der Einförmigkeit der Mikrosporenkeimung bei den Angiospermen. Auch hier also sehen wir ein und dieselbe „Aufgabe“ auf verschiedene Weise gelöst. Die Rückbildungserscheinungen führen wir darauf zurück, daß die Beeinflussung der Mikrosporen während ihrer Entwicklung von seiten der Mutterpflanze sich immer stärker fühlbar macht, und zwar in der Richtung, daß Substanzen, die andere Sporen erst im Verlauf der Prothallienentwicklung aufbauen, Substanzen, die

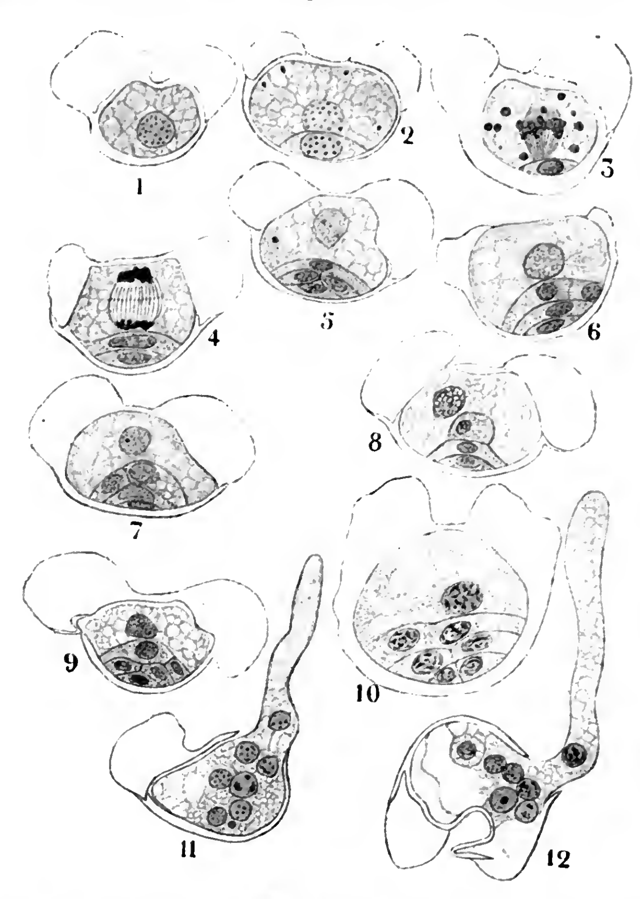


Fig. 1450. Keimung der Mikrosporen von Dacrydium. *1—9* D. Bidwillii, *11*, *12* D. laxifolium, nach Miß Young. In *4* Bildung der generativen Zelle. In *10* und *11* Teilung der Prothalliumzellen.

[1]) Ihre Kerne treten auch in den Pollenschlauch ein. Jeffrey und Chrysler bringen das damit in Zusammenhang, daß die Schläuche eine bedeutende Länge erreichen müssen. Sie keimen nicht auf der Mikropyle, sondern auf den Zapfenschuppen, haben also einen Weg bis zur Mikropyle zurückzulegen.

letzten Endes zur Gametenbildung Veranlassung geben, diesen Mikrosporen von vornherein mitgegeben werden, so daß die Gametenbildung auf kürzestem Wege erfolgen kann.

§ 6. Makrosporangien.

Während die Mikrosporangien in Gestalt und Bau (vgl. z. B. Fig. 1451, *IV*) die Übereinstimmung mit den Sporangien der Pteridophyten ohne weiteres erkennen lassen, ist dies bei den Makrosporangien nicht der Fall. Sie bezeichnet man so, weil sie Makrosporen hervorbringen. Aber wie sie von Sporangien abzuleiten sind, wird meist nicht erörtert. Sie unterscheiden sich von denen der heterosporen lebenden Pteridophyten durch drei Eigentümlichkeiten: einmal besitzen sie eine Hülle (ein „Integument"), welche über dem Scheitel des Makrosporangiums zu einem Kanal, der Mikropyle, zusammenschließt, sodann wird die Makrospore nicht entleert [1]), sondern keimt innerhalb des Makrosporangiums — was die Voraussetzung der Samenbildung darstellt. Drittens endlich bildet sich die Makrospore innerhalb eines Gewebekörpers, dem man den wenig glücklichen Namen „Nucellus" gegeben hat. Die unter zwei und drei aufgeführten Eigentümlichkeiten hängen natürlich nahe zusammen. Die Frage, ob man das Integument (alle Gymnospermen haben nach der hier vertretenen Auffassung nur Eines) als dem Indusium eines nur mit Einem Sporangium versehenen Sorus homolog oder als eine Neubildung betrachten soll, scheint mir nicht von erheblicher Bedeutung zu sein. Ohne Zweifel hat z. B. das Indusium eines Azolla-Makrosporangiums (vgl. Fig. 1118—1120) eine große Ähnlichkeit mit einem Integument. Aber die nächsten lebenden Verwandten der Gymnospermen unter den Pteridophyten, die eusporangiaten Farne, haben keine Indusien an ihren Soris. Es ist wahrscheinlich, daß die Umhüllung der Sporangien durch eine Wucherung des Fruchtblattes mehr als einmal aufgetreten ist — ob schon bei den „Vorfahren" der Samenpflanzen wissen wir nicht, da wir diese nicht kennen. Das Integument hat bei den Gymnospermen eine doppelte Funktion. Es besorgt einmal das Auffangen der Mikrosporen (und deren Beförderung auf den vom Integument umschlossenen Nucellus) und dann die Bildung der Samenschale nach der Befruchtung.

Jedenfalls deutet der Vergleich des Integuments mit einem Farnindusium darauf hin, daß wir das Integument nicht dem Sporangium, sondern dem Fruchtblatt, an dem dieses entsteht, zuzurechnen haben [2]). Davon ging ja auch die der Deutung der weiblichen Blüten zugrunde gelegte Auffassung aus, welche den „Stiel" der Makrosporangien der Cupressineen als Sporophyllrest auffaßte.

Es bleibt also als eigentliches Makrosporangium nur der „Nucellus" übrig. In ihm treffen wir Vorgänge an, die darauf hinaus laufen, daß nur Eine Makrosporenmutterzelle zur Ausbildung gelangt und diese in einen Zellkörper gelagert wird, der einerseits ihr (wie das Gewebe einer jungen Galle dem Gallentier) zur Nahrung dient, andererseits auch für die Makrosporenkeimung von Bedeutung ist. Wie sich dieser Nucellus von einem Sporangium gewöhnlicher Art ableitet, wird am besten hervortreten, wenn wir seine Entwicklung verfolgen.

---

[1]) Bezüglich einiger Selaginella-Arten vgl. p. 969.

[2]) Morphologisch ist also die Bezeichnung Makrosporangium für eine Samenanlage nicht zutreffend, da nur der Nucellus das Makrosporangium darstellt, der „Stiel" (Funiculus) der Samenanlage aber und das Integument dem Sporophyll angehören. Aber da diese Teile funktionell zum Makrosporangium gehören, kann man auch das Gesamtgebilde als Makrosporangium bezeichnen. Die Ausdrücke „ovulum" und „Samenknospe" aber sollten endlich ebenso verschwinden wie dies mit dem „corpusculum" der Samenanlagen glücklicherweise schon geschehen ist.

§ 7. Entwicklung der Makrosporangien und Keimung der Makrosporen.

In Fig. 1451 ist in *III* ein Längsschnitt durch ein junges Makrosporangium einer Cupressinee (zur Zeit der Bestäubung) in *IV* ein solcher durch ein Mikrosporangium abgebildet. In letzterem finden wir: 1. Eine aus zwei Zellschichten bestehende Wand (deren Außenzellen zum Exothecium werden, 2. die Tapetenzellen und 3. den sporogenen durch Punktierung hervorgehobenen Zellkomplex *Sp*, der aus einem „Archespor“ hervorgegangen ist[1]), wie bei den Pteridophyten.

Im Makrosporangium tritt der sporogene Zellkomplex ebenfalls hervor. Er ist hier verhältnismäßig stark entwickelt, bei anderen Coniferen ist er oft auf die Makrosporenmutterzelle reduziert.

Aber woher stammen die zahlreichen „sterilen“ (später von der Makrospore verdrängten) Zellen im Makrosporangium?

Der obere Teil des Nucellargewebes ist (wie Verf. a. a. O. 1881 ausführte) offenbar durch eine massigere Entwicklung der W a n d s c h i c h t des Makrosporangiums entstanden. Das tritt deutlich bei den Samenanlagen von Cupressus hervor (Fig. 1451, *I*, *II*).

Die Archesporzelle (in Fig. 1451, *I* punktiert), aus welcher das sporogene Gewebe hervorgeht, liegt ursprünglich unter der äußersten Zellschicht. Das sporogene Gewebe aber findet man später von einem Zellkörper überlagert, der hervorgeht einerseits aus den Teilungen der Wandschicht, andererseits aus den „Schichtzellen“ d. h. den vom Archespor nach oben abgegebenen sterilen (nicht sporenbildenden) der Wandschicht hinzugefügten (Fig. 1451, *II S*). Außerdem (namentlich auch bei den Samenanlagen vieler Angiospermen) beteiligen sich auch die unterhalb des Archespors gelegenen Zellen durch Wachstum und Teilung am Aufbau des Nucellus. Solche steril bleibenden Zellen finden sich auch in den Makrosporangien von Isoëtes (vgl. p. 1189). Wie in diesen bilden sich auch in dem der Gymnospermen keine besonderen Tapetenzellen aus —

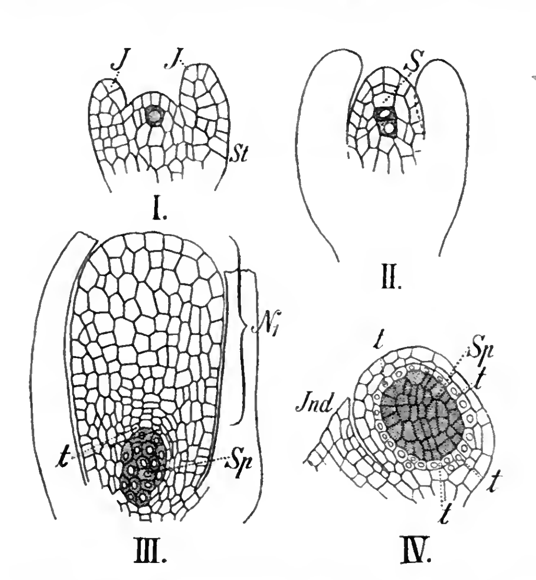


Fig. 1451. *I—III* Cupressus sempervirens. Längsschnitte durch Samenanlagen verschiedener Entwicklung. *I* Sehr jung, *J* Integument; im Nucellus, die Archesporzelle punktiert, *St* Stiel der Samenanlage (Sporophyllrest). *II* Ältere Samenanlage. *S* Schichtzelle. *III* Samenanlage zur Zeit der Bestäubung. *Sp* sporogener Zellkomplex (von dem e i n e Zelle zur Makrosporenmutterzelle wird), N_1 oberer Teil des Nucellus (Integument nicht ganz gezeichnet). *IV* Biota orientalis, Längsschnitt durch ein Mikrosporangium.

[1]) Goebel, Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Botan. Zeitschr. 39 (1881). (Ginkgo, Pinus silvestris, Biota orientalis.)

es fallen ja ohnedies die meisten Zellen des Nucellargewebes der hervorwachsenden Makrospore zum Opfer. Von den Zellen des sporogenen Zellkomplexes bildet sich normal nur Eine zur Makrosporenmutterzelle aus (bei den Abietineen z. B. ist sie allein von den sporogenen Zellen übrig geblieben). Auch die drei Schwesterzellen der Makrospore gehen (ebenso wie z. B. bei den Hydropterides) zugrunde. Die einzige zur Ausbildung gelangende Makrospore lebt dann auf Kosten der übrigen Zellen des Nucellus, die allmählich verdrängt werden.

Daß die Vierteilung der Makrosporenmutterzelle eine andere Anordnung der Teilungswände aufweist (gewöhnlich erfährt sie Querteilungen) als in den Sporenmutterzellen der Pteridophyten (und den Mikrosporenmutterzellen der Gymnospermen selbst) hängt offenbar damit zusammen, daß die Makrosporenmutterzellen vor der (auch hier mit Chromosomenreduktion verbundenen) Vierteilung sich nicht aus dem Gewebeverband lösen und abrunden. Sie haben also eine andere Gestalt zur Zeit der Teilung als die sonstigen Sporenmutterzellen, und im Zusammenhang damit treten meist nur Querwände auf. Wir werden diese Art der Vierteilung auch bei einigen Mikrosporenmutterzellen von Angiospermen anzuführen haben. Die Prothallienbildung findet wie bei Isoëtes und Selaginella nur im Inneren der Makrosporen statt. Es muß aber darauf verzichtet werden die Einzelheiten der Entwicklung, des Baues der Makrosporenmembran und der Anordnung der Archegonien hier anzuführen.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Cycadeen und Ginkgoaceen (die sich bei manchen Coniferen nur andeutungsweise noch wahrnehmen läßt) ist der Besitz einer „Pollenkammer". Man versteht darunter eine (wohl mit Flüssigkeit erfüllte) Einsenkung an der Spitze des Nucellus,

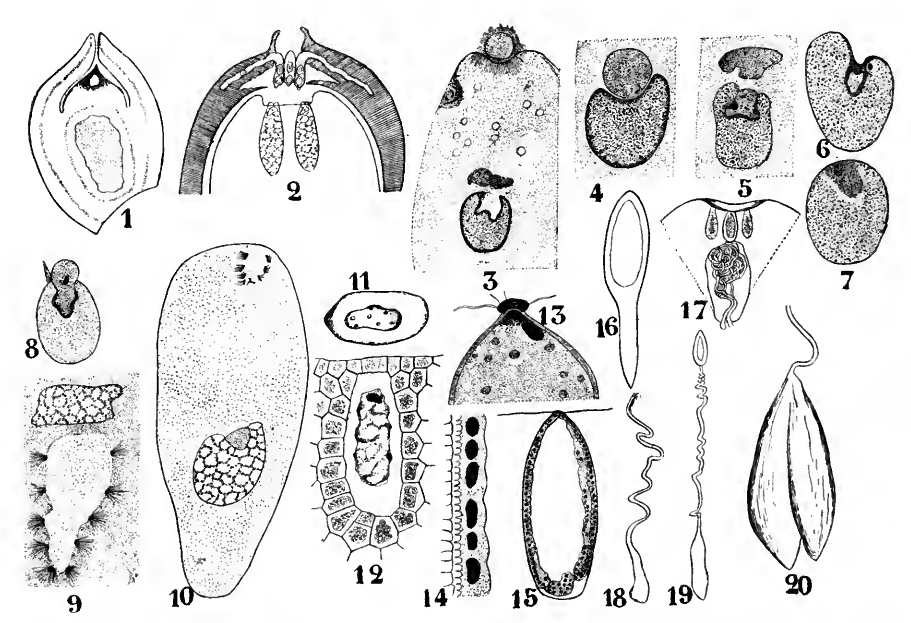


Fig. 1452. *1* Längsschnitt durch eine Samenanlage von Stangeria paradoxa (nach Lang). Unterhalb der Mikropyle die Pollenkammer sichtbar. *2* Zamia integrifolia (nach Webber). Längsschnitt durch den oberen Teil einer Samenanlage. Man sieht drei gekeimte Mikrosporen (zwei mit Schläuchen), darunter das Makroprothallium mit zwei Archegonien. *12—20* Archegonien und Embryoentwicklung von Cycas circinalis nach Treub.

welche durch Auflösung bzw. Absterben einer Anzahl von Zellen entsteht — ein Vorgang, der sich später bis zum oberen Teil der Makrospore ausdehnt. (In Fig. 1452, *1* ist die Pollenkammer als heller Fleck an der Spitze des Nucellus sichtbar, aber nicht median getroffen.) In sie gelangen die Mikrosporen aus der Mikropyle und treiben dort die Pollenschläuche (Fig. 1452, *2*), später wird der Nucellusscheitel aufgelöst. — Die in einer Vertiefung liegenden Archegonien können also von den aus den Mikrosporen entlassenen Spermatozoiden, welche in der den Hohlraum über den Archegonien erfüllenden Flüssigkeit schwimmen, leicht aufgefunden werden.

Bei den Coniferen bringt der Pollenschlauch die (nur passiv beweglichen) Mikrogameten unmittelbar bis zur Eizelle.

§ 8. **Archegonienbildung.**

Die Versenkung der Archegonien in das Prothallium tritt bei den Cycadeen und Coniferen, welche zunächst erwähnt werden sollen, noch deutlich hervor (vgl. z. B. Fig. 1452, *12*, Fig. 1453). Sie gibt auch die Möglichkeit, daß die Eizellen, vom Prothallium aus durch eine besondere „Deckschicht" ernährt, verhältnismäßig bedeutende Größe erreichen.

Mit dieser Einsenkung dürfte es auch zusammenhängen, daß Halskanalzellen nirgends mehr zur Ausbildung gelangen, wie denn der Halsteil nach außen nicht mehr hervortritt, ein Verhalten, dem sich auch das der Archegonien von Selaginella und Isoëtes schon annähert. Die Halszellen erscheinen also nur als „Deckel" auf der Eizelle und werden bei den Coniferen vom Pollenschlauch später zerstört. Bei Cycas und Ginkgo (Fig. 1459. *1* u. *2*)

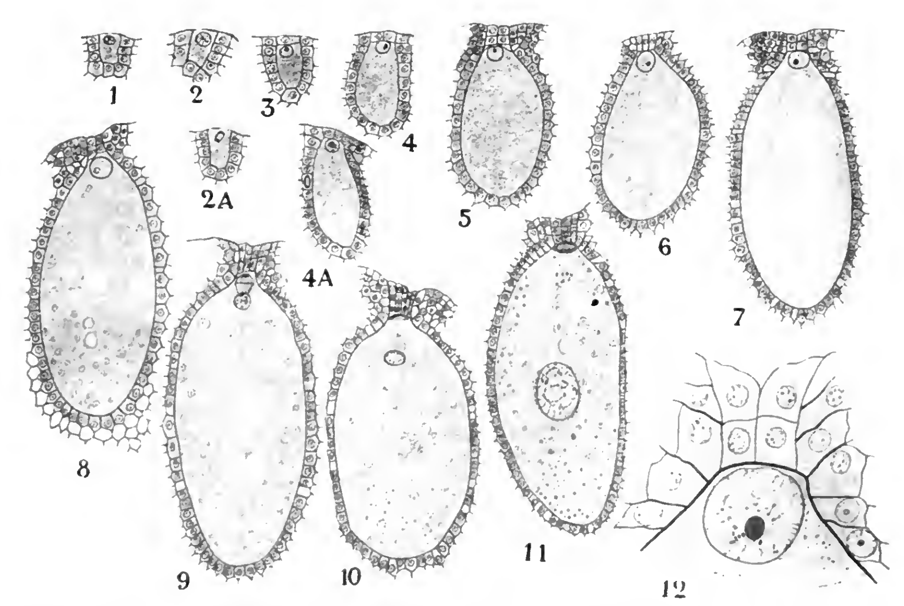


Fig. 1453. Picea excelsa. Archegonentwicklung im Längsschnitt nach Miyake. In *1* u. *2* Archegonmutterzelle, bei *3* Abtrennung der Halsmutterzelle, bei *9* Bildung der Bauchkanalzelle, *11* fertiges Archegonium mit mehrschichtigem Halsteil, der Kern der Bauchkanalzelle liegt unmittelbar unter dem Halsteil, die Eizellen umgeben von einer Deckschicht (*12* entspricht dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium vor Teilung der „Centralzelle").

sind es zwei — eine Zahl, die gegenüber der Vierzahl bei den Pteridophyten als eine verminderte zu bezeichnen ist —, bei den Coniferen ist die Zahl eine bei den Gattungen (vielleicht auch Arten?) verschiedene, meist vier oder zwei. Es mag dahingestellt bleiben, ob die aus mehreren Stockwerken bestehenden Halsteile der Archegonien als eine Neubildung (entstanden durch perikline Teilungen der 2—4 ursprünglichen Halszellen) zu betrachten sind oder nicht. Wahrscheinlicher ist das erstere. Wir würden dann Archegonien mit einer einfachen aus 2—4 Zellen bestehenden, einem rückgebildeten Halsteil entsprechenden Deckschicht haben, die sich bei manchen Gymnospermen noch in 2–3 Stockwerke teilen kann, ein Vorgang, den man mit den der „Spaltung" der Makrosporangienwandschicht vergleichen kann.

Fig. 1454. Schema für die Befruchtung und Embryobildung von Welwitschia mirabilis nach Pearson. Es sind die Längsschnitte durch den oberen Teil zweier Makrosporangien nebeneinander gezeichnet, links durch ein älteres mit Embryonen, rechts durch ein jüngeres. end_1 und end_2 die Makroprothallien, *est* die auswachsenden Eizellen, *pg* Mikrosporen, *pt* Pollenschläuche, p_1—p_4 „Proembryonen", *n* Nucellus, *ep* dessen äußere Schicht mit Integument.

Wie die Zahl der Halszellen schwankt auch die Größe der Eizellen. Die der Cycadeen sind mit bloßem Auge gut sichtbar und gehören zu den größten Pflanzenzellen, die wir kennen. Umgeben sind diese großen Eizellen von einer Schicht kleiner, plasmareicher Zellen (Fig. 1453), welche für die Ausbildung der Eizellen wohl eine ähnliche Bedeutung haben wie die Tapetenzellen eines Sporangiums für dessen Sporen.

Selbst unter den Gnetaceen ist die typische Archegonienbildung noch vertreten. So weist Ephedra Archegonien auf, welche außer der Unterdrückung der Halskanalzelle keine weitere Reduktion aufweisen: Die periklinen (und antiklinen) Teilungen in dem Halsteil, welche namentlich bei Ephedra trifurca (nach Land) so ausgiebig auftreten, daß man die Halsteile kaum von den umgebenden Zellen unterscheiden kann, sprechen

für die oben geäußerte Vermutung, daß diese Teilungen den Pteridophyten gegenüber eine Neuerwerbung darstellen.

Bei Welwitschia ist in den Makrosporen noch ein wohlausgebildetes Makroprothallium vorhanden, aus dessen Scheitel 2—5-kernige Schläuche den Pollenschläuchen entgegenwachsen (Fig. 1454). Diese Schläuche entsprechen den Archegoniummutterzellen. Die in ihnen stattfindenden Kernteilungen mit den Teilungen einer typischen Archegoniummutterzelle zu vergleichen halte ich nicht für notwendig. Das schlauchförmige Auswachsen der Archegoniummutterzellen ist eine Neubildung gegenüber der sonstigen Entwicklung. Mit diesem Wachstum ist auch (aus physiologischen Gründen) eine Kernteilung verbunden. Wir finden sie ebenso z. B. in den heranwachsenden Sklerenchymfasern der Angiospermen, wahrscheinlich auch den jungen Baumwollhaaren, den Milchröhren usw. Es scheint mir also nicht notwendig, sie „morphologisch“ zu deuten.

In den Makrosporen von Gnetum endlich entsteht kein geschlossenes Prothalliumgewebe mehr: es sind im Protoplasma nur zahlreiche Zellkerne verteilt. Es erscheint wahrscheinlich, daß diese nicht alle gleichwertig, sondern daß nur die am Scheitel befindlichen befruchtungsfähig sind. Wenn das so ist, würde eine bedeutsame Übereinstimmung mit dem Verhalten der Makrosporen der Angiospermen vorliegen. Jedenfalls werden nur zwei dieser weiblichen Kerne befruchtet, indem je ein aus dem Pollenschlauch übergetretener Zellkern mit einem dieser weiblichen Kerne verschmilzt.

Wir erhalten also folgende Stadien der Makroprothalliumentwicklung:

1. Ursprüngliches Keimungsstadium, zahlreiche im großen Innenraum der Makrospore verteilte Kerne, welche aus wiederholter Teilung des Makrosporenkernes entstanden sind.

Bei Gnetum setzt die Hemmung in der Entwicklung schon hier ein. Bei den anderen erhalten wir

2. Zusammenschluß der Prothalliumzellen zu einem Zellgewebe. Bei Cycadeen, Abietineen u. a. differenzieren sich einige meist apikale Zellen zu Archegoniummutterzellen. Welwitschia hemmt deren Weiterentwicklung zu Archegonien und läßt sie zu Schläuchen auswachsen. Mit anderen Worten: wir finden auch in der Makroprothalliumbildung ein im Grunde übereinstimmendes Verhalten nur mit Reduktionserscheinungen und dem Sonderverhalten der Welwitschia-Archegoniummutterzellen, deren Auswachsen wir bei einigen Angiospermen ein ähnliches Verhalten der Synergiden zur Seite stellen können (nur daß die letzteren einkernig bleiben).

§ 9. Bestäubung der Cycadeen, Ginkgoaceen und Coniferen.

Wenn man gewöhnlich als Unterschied zwischen der Bestäubung der Gymnospermen und der der Angiospermen hervorhebt, daß die Mikrosporen bei den ersteren auf die Mikropyle der Samenanlagen, bei den letzteren aber auf die Narbe des Fruchtknotens gelangen, so ist das zwar für die meisten Gymnospermen auch jetzt noch ganz richtig. Aber es gibt unter ihnen schon Ausnahmen. Teils kann die Nucellusspitze als „Narbe“ funktionieren (Saxegothea nach Norén) (vgl. Fig. 1455), teils können (bei Araucaria und Agathis nach Thomson) die Mikrosporen auf den Zapfenschuppen keimen und erst ihre Pollen schläuche nach der Mikropyle bzw. der Nucellarspitze senden.

Aber als typischen, ursprünglichen Fall der Bestäubung dürfen wir doch den betrachten, daß die Mikrosporen auf die Mikropyle gelangen,

welche den von Vaucher[1]) entdeckten „Bestäubungstropfen" aussondert, mit welchem die Mikrosporen festgehalten werden, und durch dessen Einwirkung sie dann auf den Nucellus gelangen. Im einzelnen aber finden sich namentlich in der Beschaffenheit der Mikropyle erhebliche Unterschiede.

Es lassen sich drei Typen ihrer Gestaltung unterscheiden: die Röhren-, die Zangen- und die Narben-Mikropyle.

Die Röhrenmikropyle ist wohl die ursprünglichste Form, aus der sich die anderen ableiten lassen. Sie findet sich bei den Cycadeen und Ginkgo, bei den Coniferen namentlich an den freiliegenden Makrosporangien von Taxus und denen der Cupressineen.

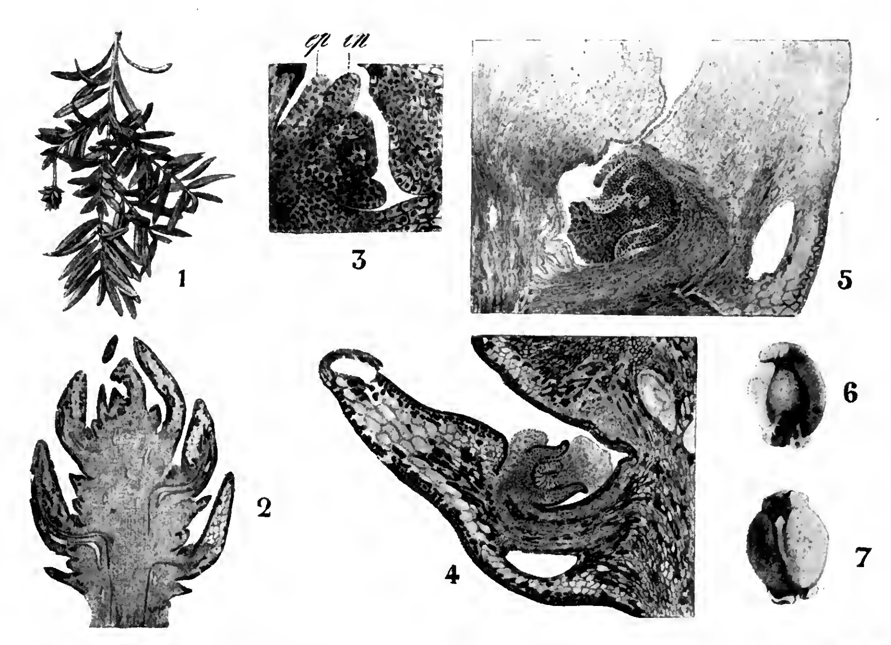


Fig. 1455. Saxegothea conspicua nach Norén. *1* Weiblicher Zapfen an einem hängenden Zweig, *3* Längsschnitt eines jungen Makrosporangiums. *ep* Auswuchs des Sporophyllrestes *4* und *5* Längsschnitt durch ältere Makrosporangien. Die „Nucellarnarbe" tritt aus der Mikropyle hervor. *6* Junges Makrosporangium von innen, *7* von außen.

Eine Zangenmikropyle findet sich wohl bei den meisten Abietineen, so bei Pinus und Abies. Fig. 1456 zeigt ihre Gestaltung bei Pinus parviflora.

Im Zusammenhang mit der Gesamtsymmetrie der Makrosporangien ist auch die Mikropyle ungleichseitig ausgebildet. Der der Zapfenachse zugekehrte Rand (*o* Fig. 1456, *II*) überragt den unteren (*u* Fig. 1456, *II*). Er ist rechts und links in zwei lange, dünne Fortsätze ausgezogen, die wohl an der Flüssigkeitsaussonderung beteiligt sind. Wenn man auch gelegentlich sehen kann, daß Mikrosporen

[1]) Vaucher, Histoire physiologique des plantes d'Europe IV (1841) p. 184. Er fand sie bei Taxus und den Cupressineen. Später wurde die Tropfenausscheidung von Delpino und Strasburger, welche Vaucher's Beobachtung übersehen hatten, angegeben. Bei den mit großen Zapfen versehenen Coniferen ist sie weniger auffallend. Strasburger (a. a. O. p. 267) gibt sie auch für Pinus u. a. an.

an ihnen anhaften, so spielen sie doch keine Rolle für deren Überführung auf den Nucellus (etwa durch Einkrümmungen nach diesem zu). Ich fand sie vielmehr bei älteren Makrosporangien ohne wesentliche Gestaltveränderung verschrumpft.

Anders ist es bei den „Narben-Mikropylen", die in verschiedener Ausbildung einerseits bei einigen Coniferen (von denen ich Larix und Pseudotsuga untersuchte) andererseits bei Welwitschia auftritt.

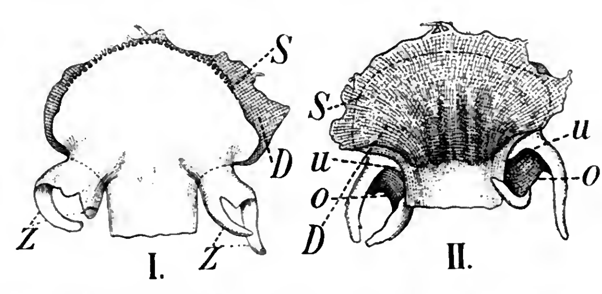


Fig. 1456. Pinus parviflora. *I* Deckschuppe *D* (schraffiert) und Samenschuppe *S* von innen. Die beiden Makrosporangien mit Zangenmikropyle (*Z*). Bei dem links ist der rechte Zangenteil nach unten abgebogen. *II* Dasselbe von außen, *o* oberer, *u* unterer Rand der Mikropyle (vergr.).

Bei Larix (untersucht wurden L. leptolepis, L. europaea und L. occidentalis, die sich im wesentlichen alle gleich verhalten) tritt die schon für Pinus erwähnte stärkere Entwicklung des der Zapfenachse zugekehrten[1]) Teils der Mikropyle noch stärker hervor, aber sie hat nicht wie bei Pinus und Abies zwei seitliche Auswüchse. Vielmehr ist sie wie die Narbe vieler Angiospermen mit „Papillen" versehen, welche die Mikrosporen festhalten. Schon bei dieser Ausbildung der Mikropyle (noch mehr aber bei der von Pseudotsuga) halte ich es für ausgeschlossen, daß die Mikrosporen bei der Bestäubung unter die Mikropylarnarbe, d. h. unmittelbar an den Mikropylarkanal gelangen. Vielmehr fängt sie der narbenähnlich ausgebildete Mikropylarlappen auf. Dann schrumpft er (ob unter dem Einfluß der Mikrosporen oder spontan, wurde nicht untersucht) auf seiner Innenseite ein und krümmt sich deshalb nach innen (vgl. das Schema Fig. 1457, *IV*). Dadurch gelangen j e t z t e r s t die Mikrosporen in den Mikropylarkanal. Dieser ist in diesem Stadium (Fig. 1457, *V*) oben weit, dann kommt eine Verengerung (vielleicht schon der Anfang des später eintretenden Mikropylarverschlusses). Ob die Mikrosporen schließlich durch Eintrocknen eines Bestäubungstropfens oder

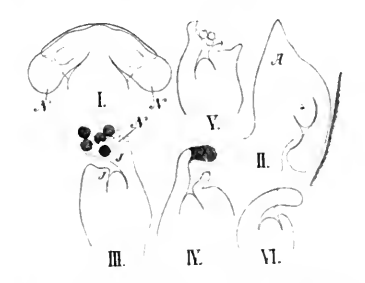


Fig. 1457. Larix. *I* Junge Samenschuppe von innen, *N* Narbenlappen der Mikropyle. *II* Längsschnitt durch ein Makrosporangium, *A* Auswuchs des Sporophyllrestes. *III* Längsschnitt durch ein Makrosporangium, dessen Mikropylarnarbe *N* mit Mikrosporen (schraffiert) bedeckt ist. *IV* Schema für die Veränderung der Mikropylarnarbe. Der schrumpfende Teil schraffiert. *V* Längsschnitt eines Makrosporangiums, die Mikrosporen sind durch Schrumpfung der Mikropylarnarbe in die Mikropyle gelangt. *VI* Längsschnitt durch ein junges Makrosporangium, welcher die einseitig stärkere Entwicklung des Integumentes zeigt.

[1]) Es sei dabei erwähnt, daß die Abbildungen von Baillon betr. die Mikropyle von Larix unrichtig sind (Nouvelles recherches sur la fleur femelle des Conifères Adansonia V (1865 Pl. I, 14). Richtig dagegen sind die älteren Abbildungen von Geleznoff (Ann. des scienc. nat. sér. V. 1. 14) 1850.

durch die Gestaltveränderungen der Mikropyle, oder das Wachstum des Nucellus selbst auf diesen gelangen, vermag ich nicht anzugeben.

Daß die „Narbenpapillen" tatsächlich keine Erfindung der Angiospermen sind, sondern schon an den „Mikropylarnarben" einiger Coniferen auftreten, zeigt besonders schön Pseudotsuga Douglasii [1]), bei welcher der „Narbenlappen" so nach unten gekrümmt ist, daß er die Mikropyle ganz abschließt. Er ist mit zahlreichen „Narbenpapillen" bedeckt. Auch hier findet später die von Larix angegebene Einkrümmung statt.

Die Mikropyle ist durch den narbenähnlichen Lappen so vollständig zur Zeit der Bestäubung zugedeckt, daß nur durch den oben kurz geschilderten Vorgang die Mikrosporen in den Mikropylarkanal gelangen können.

Bei Welwitschia (Fig. 1440) finden wir ein tellerartig ausgebreitetes Mikropylarende, das für die Insektenbestäubung besonders geeignet sein wird. Daß eine solche hier stattfindet, wurde oben schon erwähnt. Dasselbe gilt auch für Ephedra-Arten, z. B. E. campylopoda, deren Bestäubungstropfen stark zuckerhaltig sind und so zugleich als Nektartropfen dienen können [2]).

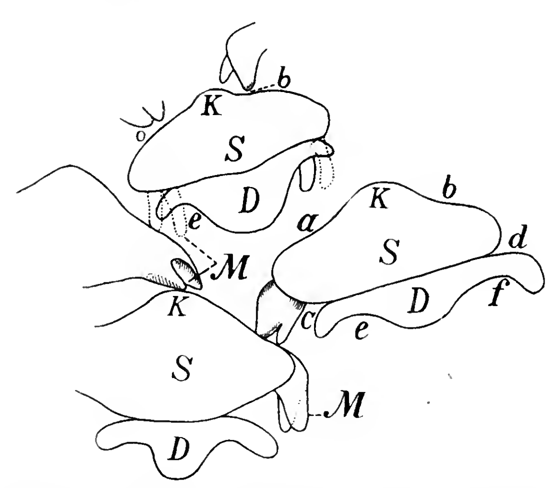


Fig. 1458. Stück eines Tangentialschnittes durch einen weiblichen Zapfen von Pinus Pumilio zur Zeit der Bestäubung. *D* Deckschuppe, *S* Samenschuppe, *K* Kiel, *M* Mikropyle, *a*, *b*, *c*, *d* Kanäle, durch welche die Pollenkörner zu den Mikropylen herabgleiten können.

Aus dem Angeführten ergibt sich, daß auch in der Ausbildung der Mikropyle keine Einförmigkeit herrscht. Es ist möglich, daß die Narbenmikropyle sich namentlich ausgebildet hat bei solchen Coniferen, bei denen zur Zeit der Bestäubung die Samenschuppen noch sehr klein sind, was durchaus nicht überall der Fall ist.

Überall aber sehen wir bei den Zapfenblüten die Schuppen zur Bestäubungszeit auseinanderweichen, während sie später einander wieder dicht anliegen. Das Auseinanderrücken findet durch eine Streckung der Internodien der Zapfenachse statt, der Verschluß durch das starke Heranwachsen der Samenschuppen.

---

[1]) Die Übereinstimmung mit Larix tritt auch in der ganzen Gestaltung des weiblichen Blütenzapfens auf. Meiner Ansicht nach sind Larix und Pseudotsuga nahe verwandt. Die bisher übliche Methode, die Abietineen einzuteilen in solche, welche nur Langtriebe und solche, die Langtriebe und Kurztriebe haben, ist eine rein habituelle, also unwissenschaftliche. Die Beschaffenheit der Mikropyle ist sicher von erheblicher systematischer Bedeutung, bisher aber gar nicht gewürdigt (auch nicht in biologischer Hinsicht), die (nach unten gerichteten) männlichen Blüten und die Mikrosporen sind bei Larix und Pseudotsuga gleichfalls übereinstimmend. Lawson's Schilderung (Ann. of Botany XXIII 1909 p. 164) ist unvollständig und läßt die schon von Geleznoff für Larix beschriebene Eigentümlichkeit der Mikropylarbildung nicht erkennen.

[2]) O. Porsch, Der Nektartropfen von Ephedra campylopoda. Ber. d. d. b. Ges. XXXIV, p. 202 und Ber. XXVIII, p. 405.

Die Bestäubung sei bei Pinus Pumilio geschildert. Hier sind, wie bei den anderen Pinus-Arten, die Samenschuppen um diese Zeit schon größer als die Deckschuppen. Sie sind lebhaft rot gefärbt und besitzen auf ihrer Mitte eine kielförmige Erhebung (Fig. 1458). Sie leiten die Mikrosporen an ihren Bestimmungsort. Die letzteren gleiten nämlich an den aufgerichteten Samenschuppen zu beiden Seiten ihres mittleren Kieles hinab und gelangen so an die Mikropyle der Samenanlagen. Indes ist dies nicht der einzige Weg für sie. Fig. 1458 gibt einen Teil des Tangentialschnittes durch einen weiblichen Zapfen zur Blütezeit. Die Mikrosporen gleiten auf den Teilen der Samenschuppe rechts und links vom Kiel (Fig. 1458 *a*, *b*). Ferner ist die Deckschuppe mit ihren Rändern zurückgebogen und bildet so die Rinnen *c*, *d*, *e*, *f*. Sie alle führen schließlich zu den in zwei lange Lappen ausgezogenen Mikropylen der Samenanlagen (*M*). Bei Abies excelsa, Larix usw., wo die Samenschuppen zur Bestäubungszeit noch kleiner sind als die Deckschuppen, bilden die letzteren die Leitungswege für die Mikrosporen und die Samenschuppen spielen nur eine sekundäre Rolle dabei, indem sie auf dem letzten Teil des Weges die Mikrosporen veranlassen, zu den Samenanlagen hinabzugleiten. Nach der Befruchtung vergrößern sich die Samenschuppen sehr bedeutend und schließen die Samen dicht ein: erfüllen also jetzt denselben „Zweck", den die erst nach der Befruchtung auftretende Wucherung der Cupressineendeckschuppe hat.

§ 10. Zeitliche Trennung von Bestäubung und Befruchtung.

Ausgehend von dem Verhalten der meisten Angiospermen könnte man vermuten, daß auch bei den Gymnospermen zur Zeit der Bestäubung die Eizellen der Archegonien schon entwickelt seien. Das ist aber nicht der Fall. Der bedeutende zeitliche Zwischenraum zwischen Bestäubung und Befruchtung hängt damit zusammen, daß zur Zeit der Bestäubung die Prothallienbildung innerhalb der Makrosporen noch nicht weit fortgeschritten ist, so daß in vielen Fällen die Makrosporen innerhalb des Makrosporangiums noch nicht einmal vorhanden sind.

Für die Cycadeen liegen darüber, wie es scheint, nur spärliche Angaben vor. Gewächshausexemplare von Cycas circinalis, des Münchener botanischen Gartens zeigten, daß die unbestäubten Makrosporangien auf einem Stadium stehen blieben und vertrockneten, in welchem in den Makrosporen der Anfang der Prothallienbildung eingetreten, aber noch keine Spur von Archegonien vorhanden war. Ähnlich verhalten sich, wie es scheint, auch andere Cycadeen, z. B. Dioon und Stangeria, auch Ginkgo. Bei Ceratozamia robusta aber waren unsere Gewächshausexemplare ohne Bestäubung durch Ceratozamia-Pollen[1]) bis zur Archegonbildung fortgeschritten. Danach würden sich die einzelnen Gattungen (bzw. Arten) verschieden verhalten: bei den einen können die Makroprothallien ohne Bestäubung bis zur Archegonienbildung sich weiterentwickeln, bei den anderen finden nur die ersten Keimungsstadien vor der Bestäubung statt. Die Weiterentwicklung wäre an einen durch die Bestäubung bedingten Reiz gebunden. Das würde auch verständlich machen, weshalb ein Zwischenraum (von 3—6 Monaten) zwischen Bestäubung und Befruchtung einge-

[1]) Es ist möglich, aber nicht eben wahrscheinlich, daß fremder Pollen auf die Samenanlagen gelangte und die Weiterentwicklung bedingte. Natürlich beweisen die Befunde an Ceratozamia nur, daß unbestäubte Samenanlagen bis zur Archegoniumentwicklung fortschreiten können. In welchem Stadium die Bestäubung erfolgt, geht daraus nicht hervor.

schaltet ist. Er wird zur Weiterentwicklung der Makroprothallien verwendet.

Noch auffallender ist das Verhalten der Coniferen.

Hier werden die Makrosporangien bestäubt meist ehe sie Makrosporen angelegt haben. Der Reiz, der von den keimenden Mikrosporen ausgeübt wird, regt also die Weiterentwicklung der Makrosporangien an, in noch weiter gehendem Maße als bei den Cycadeen. Unbestäubte Makrosporangien entwickeln sich, so weit das untersucht wurde, nicht weiter. Das bedingt, daß kein unnützer Materialaufwand für nicht zur Embryobildung gelangende Samenanlagen stattfindet, namentlich keine nutzlose Bildung von Makroprothallien, die ja im Samen als „Endosperm" dienen.

Bei den Angiospermen wird bezüglich des Endosperms dasselbe erreicht dadurch, daß Embryobildung und Endospermbildung gekoppelt sind durch die sogenannte doppelte Befruchtung — welche bedingt, daß Endosperm sich nur entwickelt, wenn auch Embryobildung eintritt.

Die Zwischenzeit zwischen Bestäubung und Befruchtung ist verschieden. Sie dauert bei Taxus etwa 6 Wochen, bei Pinus, Abies, Juniperus über ein Jahr. Leider sind diese merkwürdigen Vorgänge experimentell so gut wie gar nicht geprüft, wir wissen also nicht, was die Ruheperiode der Pollenschläuche bedingt und wodurch sie wieder zur Weiterentwicklung veranlaßt werden.

Bei Angiospermen wird für einzelne Gruppen ein dem der Coniferen ähnliches Verhalten anzuführen sein, so für Cupuliferen und Orchideen. Schon die Beteiligung der letztgenannten stark abgeleiteten Familie zeigt, daß hier nicht etwa ein in phylogenetischem Sinne „primitives" Verhalten vorliegt.

§ 11. Embryobildung.

Die Embryonen aller Samenpflanzen stimmen bei normaler Ausbildung darin miteinander überein, daß sie ihr Wurzelende der Mikropyle der Samenanlage zu-, ihr Stammende dieser abkehren — so verschieden auch im übrigen ihre Lage innerhalb des Samens sein mag[1]).

Da vielfach das aus der Teilung der Zygote hervorgegangene Zellenmaterial nicht vollständig zum Aufbau des reifen Embryos verwendet wird, sondern ein Teil davon als „Embryoträger" (vgl. Fig. 1452, *18—20*) oder in anderer Ausbildung nur während der Entwicklung des Embryos Verwendung findet und dann zugrunde geht, so hat man den noch nicht in einzelne Organe gegliederten aus der Zygote hervorgegangenen Embryo auch als „Vorkeim" (Proembryo) bezeichnet, aus dem der eigentliche „Keim" oder Embryo sich herausbildet. Die Abgrenzung des „Keims" (Embryo) vom „Vorkeime" (Proembryo) ist freilich nicht immer leicht durchzuführen. Bei den Coniferen z. B. differenziert sich die Hauptwurzel so, daß über ihr nach der Mikropyle zu ein umfangreicher Zellkörper übrig bleibt, dessen spätere Schicksale noch der Aufklärung bedürfen — es ist nicht ohne weiteres klar, ob er sozusagen mit zur Wurzelhaube gezogen wird oder eine anderweitige Verwendung findet.

Die Embryobildung der Gymnospermen zeigt mancherlei Eigentümlichkeiten. Meiner Ansicht nach sind diese — wenigstens zum Teil — darauf zurückzuführen, daß die Eizellen vieler Gymnospermen eine ganz ungewöhnliche Größe haben. Wie die Mikrogameten der Cycadeen z. B. schon mit bloßem Auge sichtbar sind, so auch die Eizellen.

[1]) Die Ausnahmen von diesem Satze, der sich zunächst nur auf normal (aus der Eizelle) entstandenen Embryonen bezieht, haben sich bisher als nur scheinbare erwiesen.

Diese Größe bedingt offenbar, daß die Teilprodukte der befruchteten Eizelle sich bei manchen Formen anders verhalten als dies sonst üblich ist.

Es liegt also eine „Megalomanie“ der Eizellen vor, die dann, nach unserer Auffassung, weitere Folgen nach sich zog. Es tritt nämlich (ähnlich wie bei der Endospermbildung) eine „freie“ Teilung des Zygotenkernes ein, die sich wiederholt. Diese Art der Kernvermehrung bedingt offenbar, daß die Zellbildung, die auf die freie Kernteilung folgt, vielfach zu einem weniger festen Zusammenschluß der Zellen führt, als dies bei der gewöhnlichen Art der Zellteilung der Fall ist. Wir finden verschiedene Stufen dieses Vorgangs: in dem einen Falle wird noch ein zusammenhängender, Einen Embryo bildender Zellkörper aufgebaut. In einem zweiten kommt es dann zu einem vorübergehenden Zusammenschluß der Zellen. aber dann zu einer Trennung in Teilembryonen. Im dritten wachsen die „freien“ (sich nicht zusammenschließenden) Zellen von Anfang an zu einzelnen Embryonen aus — von denen freilich auch nur Einer zur Weiterentwicklung gelangt. Schon der Vergleich mit den Pteridophyten weist darauf hin, daß die Entwicklung E i n e s Embryos aus einer Zygote das ursprüngliche Verhalten darstellt. Es ist dieses bei den untersuchten Cycadeen und auch bei Ginkgo der Fall (Fig. 1459). Der basale Teil des Embryo dient auch hier dazu, den Embryo durch Streckung seiner Zellen in das Endosperm zu befördern, ist aber wenig entwickelt. Bei den Cycadeen mit sehr viel größeren Eizellen unterbleibt, wie es scheint, die Bildung von Zellen mit festen Wänden im Basalteil, es finden sich dort nur „freie“ Zellkerne.

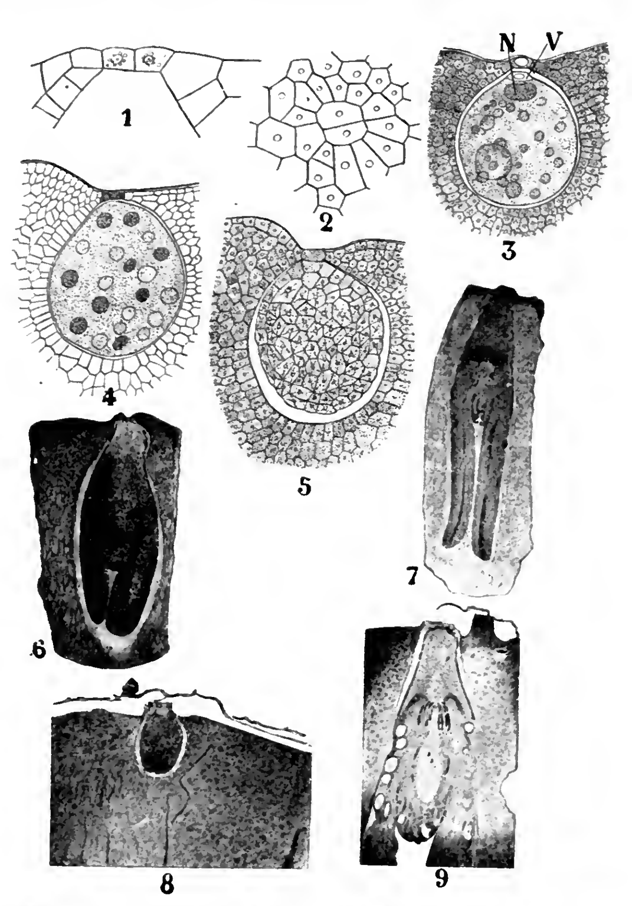


Fig. 1459. Ginkgo biloba. *1* Längsschnitt durch den oberen Teil eines Archegoniums mit zwei Halszellen, in *2* in Obenansicht. *3* Archegonium kurz vor der Befruchtung, *V* Bauchkanalzelle, *N* Eikern. *4* Befruchtete Eizelle mit „freien“ Kernen. *5* Embryo im Längsschnitt. *6*, *7*, *9* ältere Embryonen (im Endosperm steckend) im Längsschnitt.

Weiter oben ist ein Zellgewebe vorhanden, dessen untere Region sich zu dem sehr langen Embryoträger streckt, während der zunächst verhältnismäßig kleine apikale Teil zum eigentlichen Embryo wird (Fig. 1452, *18—20*). Das in der großen Eizelle abgelagerte Baumaterial wird wohl hauptsächlich zum Wachstum des Embryoträgers verwendet, während das Embryo parasitisch auf Kosten des Prothalliums sich weiter ausbildet.

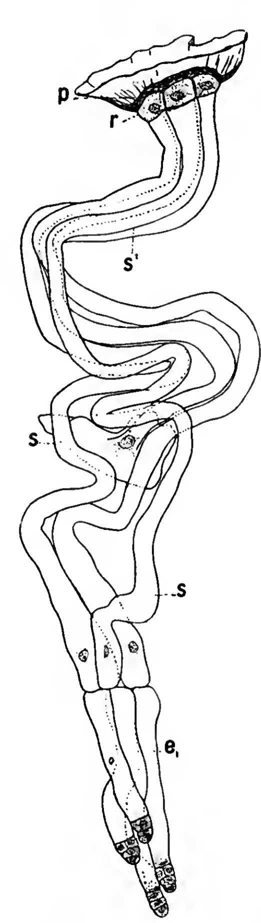


Fig. 1460. Embryo von Pinus Banksiana nach Buchholz. *r* „Rosette", *s* Embryoträger, e_1 verlängerte, dem Embryoträger hinzugefügte Zellen. Der Embryo hat sich schon in 4 Teilembryonen gespalten, deren Zellen durch ihren dichteren Inhalt ausgezeichnet sind.

Bei den Coniferen lassen sich[1]) zwei Haupttypen unterscheiden:

1. Der Embryo füllt die ganze Zygote aus. So bei Araucaria und Agathis, bei denen der Embryo am apikalen Ende eine (später zugrunde gehende) Bohrspitze besitzt (die sich auch bei Cephalotaxus findet). Ein Embryoträger ist auch hier vorhanden.

Ähnlich beschaffen — nur ohne Bohrspitzen — sind die Embryonen von Taxus und Torreya. Auch Sequoia gehört zum selben Typus.

2. Der Embryo geht nur aus dem unteren Teil der Eizelle hervor, beansprucht also nur einen kleinen Teil an der Basis der Eizelle. So bei Pinus. Der obere Teil wird nur als Reservematerial zur Ernährung des unteren benutzt. Hier entsteht ein Zellkörper, der aus einer basalen Zellrosette (p Fig. 1460), einem Embryoträger und dem Embryo besteht. Dieser wird in das Prothallium (Endosperm) hinabgeschoben und zerfällt dort in eine Anzahl von Teilembryonen[2]), von denen nur Einer zur Weiterentwicklung zu gelangen pflegt. Wenn wir annehmen, daß bei den Abietineen, welche zu diesem Typus gehören (Picea und Larix bilden nur Einen Embryo aus jeder Eizelle), in einem Makrosporangium alle fünt Eizellen befruchtet werden, so würden wir 20 Teilembryonen erhalten. Dazu kommt, daß auch aus den Rosettenzellen, wie Buchholz fand, weitere Embryonen hervorgehen können, so daß man auf Ein Archegonium 9 Embryonen rechnen kann, von denen einer — offenbar der kräftigste, schließlich übrig bleibt. Man wird diese merkwürdige Erscheinung kaum als aus Zweckmäßigkeitsgründen entstanden deuten können. Es ist zwar möglich, daß, wie ich p. 439 hervorhob, durch diese Teilembryonen die Verdauung des Endosperms beschleunigt wird[3]), sie also ähnlich den Haustorien wirken, aber ein Beweis dafür ist nicht erbracht.

Den Endpunkt der Veränderungen in der Embryoentwicklung stellt Ephedra dar, bei welcher ein Zusammenschluß der freien Zellen zu Zell-

[1]) Wenn wir absehen von cytologischen Einzelheiten, von denen erst nachgewiesen werden müßte, daß sie von größerer Wichtigkeit sind.

[2]) Vgl. J. T. Buchholz, Suspensor and early embryo of Pinus. Botanical. gazette vol. 66 (1918). In dieser Abhandlung ist auch die ältere Literatur angeführt.

[3]) Womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß diese nur von den Embryonen be-

gewebe in der befruchteten Eizelle überhaupt nicht zustande kommt, sondern jeder der durch „freie“ Teilung des Zygotenkernes entstandenen Kerne sich zu einer Zelle ergänzt und selbständig zu einem Embryo auswächst.

§ 12. Die Fruchtbildung.

Die Veränderungen, welche in den weiblichen Blüten nach der Befruchtung erfolgen, sind schon bei Besprechung der Blütenbildung kurz erwähnt worden. Es handelt sich dabei teils um die Einschließung der heranreifenden Samen, teils um die Verbreitung der gereiften.

Wir sahen, daß die Fruchtbildung teils der der Kapselfrüchte teils der der Beerenfrüchte bei den Angiospermen sich nähert, und daß bei einigen Gymnospermen fleischige Schichten der Samenschalen oder fleischig werdende Sporophyllauswüchse (Arillus von Taxus u. a.) oder Fleischigwerden ganzer Blütenstände (Ephedra) die Verbreitung durch Tiere bedingen kann, während die verhältnismäßig kleinen Samen der meisten Coniferen auf Windverbreitung, die viel größeren von Pinus Cembra und Pinus Pinea auf Verschleppung durch Vögel (die freilich viel Samen vertilgen, andere aber unabsichtlich verbreiten) angewiesen sind. Erwähnt seien nur kurz noch die von manchen Blütenzapfen ausgeführten postfloralen Bewegungen.

Bei Pinus und Picea führen die Zapfen kurze Zeit nach der Bestäubung eine aktive Abwärtskrümmung aus. Bei Abies und Larix bleiben sie aufrecht; bei ersteren lösen sich die Fruchtschuppen von der Zapfenspindel ab, dadurch gelangen die Samen zur Verbreitung, während bei Larix die Samen aus den stehen bleibenden Zapfen durch den Wind entführt werden. Daß das Ausfallen der Samen an ganz bleibenden Zapfen durch die Abwärtskrümmung erleichtert wird, ist zweifellos. Daß darin indes nicht eine besondere Anpassung zum Zweck der Samenverbreitung vorliegt, dürfte aus dem Vergleich mit anderen derartigen Bewegungen hervorgehen.

Fünfter Abschnitt.

Die Blüte der Angiospermen.

Erstes Kapitel.

Allgemeines über die Bildung der Angiospermenblüte.

§ 1. Einleitung.

In den Blüten der Angiospermen sind, wie dieser Namen schon besagt, die Samenanlagen eingeschlossen in ein Fruchtknotengehäuse (*ἀγγεῖον*, der Behälter). Dementsprechend gelangen die Mikrosporen bei der Bestäubung nicht auf die Mikropyle, sondern auf ein zu ihrer Aufnahme besonders ausgebildetes Organ des Fruchtknotengehäuses: die

werkstelligt wird. Buchholz meint, die Polyembryonie sei „a wonderfully effective means for the possible elimination of unfit embryo's“. Es ist aber ganz unbewiesen, daß die zugrunde gehenden Embryonen „unfit“ sind, nur weil sie langsamer wachsen als der erfolgreiche. Und untaugliche Embryonen hervorzubringen nur um sie schließlich zugrunde gehen zu lassen, ist ein Vorgang, dessen „Zweckmäßigkeit“ ich nicht einzusehen vermag. Ebensowenig kann ich die Polyembryonie für primitiv halten.

Narbe. Da dieses Gehäuse ursprünglich von den Makrosporphyllen allein gebildet wird, so ist es also deren Gestaltung vor allem, welche sich gegenüber der in den Gymnospermenblüten vorhandenen geändert hat.

Namentlich besteht eine große Verschiedenheit gegenüber den Coniferen. Bei diesen sahen wir, ebenso wie bei Ginkgo, die Makrosporophylle sehr zurücktreten — sie sind auf kurze Reste beschränkt, die terminal die Sporangien bilden. Dagegen sind die Makrosporophylle bei den Angiospermen stark entwickelt, sie gleichen also denen der Cycadeen viel mehr als denen der Coniferen und tragen wie jene häufig die Makrosporangien auf ihren Rändern, was nur dadurch äußerlich nicht hervortritt, daß diese Ränder eingebogen und miteinander (oder den Rändern anderer Makrosporophylle) verwachsen sind.

Da auch die Gnetaceen sich, wie oben ausgeführt wurde, in ihrer Blütenbildung den Coniferen, speziell den Taxaceen anschließen, so sind Versuche, die Blüten der Angiospermen mit denen der Gnetaceen in engere Beziehung zu bringen, als aussichtslos zu betrachten. Es liegen nur Parallelentwicklungen, keine genetischen Beziehungen vor.

Viel weniger als die Makrosporophylle sind von denen der Gymnospermen verschieden die Mikrosporophylle der Angiospermen. Die große Übereinstimmung, die sie bei fast allen Angiospermen aufweisen, ist mit ein Zeichen für die Einheitlichkeit dieser großen und mannigfaltigen Gruppe, denn diese Übereinstimmung läßt sich keineswegs als eine mit den Bestäubungsverhältnissen in notwendiger Beziehung stehende begründen, sie stellt offenbar ein wichtiges Organisationsmerkmal dar.

Während bei den lebenden Gymnospermen die Mikro- und Makrosporophyll ein getrennten Blüten sich befinden (vgl. die früher angeführten Ausnahmen), sind bei den Angiospermen Blüten in denen oberhalb der Mikrosporophylle Makrosporophylle stehen, die Regel. Wo „eingeschlechtige“ Blüten vorkommen, läßt sich in vielen Fällen (z. B. Fraxinus, Fig. 1479) durch Übergangsbildungen zeigen, daß sie aus Zwitterblüten hervorgegangen sind. Auch kommen letztere bei sonst getrenntgeschlechtigen Angiospermen nicht selten noch als „Rückschlag“ zur Entwicklung. Dabei kann es z. B. bei Salix und Begonia vorkommen, daß Mittelbildungen zwischen Makro- und Mikrosporophyllen auftreten.

Eine besonders ausgebildete Blütenhülle trafen wir bei den Gymnospermen nur bei Taxineen und Gnetaceen — aber auch bei ihnen in Gestaltung und Bau nicht erheblich verschieden von den Hüllen, welche bei vegetativen Knospen den „Knospenschutz“ bedingen. Daß bei den Angiospermen gerade die Blütenhülle in besonders reicher Mannigfaltigkeit auftritt und vielfach auch ganz andere Funktionen als die des Knospenschutzes übernommen hat, ist bekannt genug.

Dagegen tritt die Blütenachse äußerlich meist so wenig hervor, daß sie bis in die neueste Zeit in manchen Definitionen der Blüte ganz übersehen wurde.

Vielfach hat man um sich in der Mannigfaltigkeit der Blütenform zurechtzufinden, eine Idealblüte ausgedacht, auf die man die übrigen zurückzuführen suchte. Als solche wählte man zunächst Blüten mit einfachen Zahlenverhältnissen und regelmäßiger Anordnung. So namentlich cyklische Blüten mit einem Kelchblatt-, einem Blumenblatt-, zwei Staubblatt- und einem Fruchtblattkreise. Solche Blüten entsprechen unserem Wohlgefallen an regelmäßiger, leicht faßbarer Anordnung. Aber eine abstrakte Idealform der Blüten ist natürlich nur ein Traum. Wir können nur die Abänderungen der Blüten innerhalb der einzelnen natürlichen Gruppen verfolgen, nicht aber einen allgemeinen idealen Typus aufstellen,

der sich in verschiedenen Ausbildungsformen verwirklicht. Es wird später zu untersuchen sein, wie man die Ableitung der einzelnen Blütenformen von dem „Typus“ zu ermöglichen suchte.

Wenn man auch dabei vielfach auf Irrwege geriet, so war doch natürlich das Bestreben, die Mannigfaltigkeit als eine auf bestimmte Typen zurückführbare zu deuten, ein Fortschritt gegenüber der rein empirischen Behandlung der Blütenformen. Da die Untersuchung des Blütenbaues für die Systematik sehr wichtig ist, so lehrte uns zunächst die beschreibende Botanik die zahllosen Abänderungen des Blütenbaues in den einzelnen Verwandtschaftsgruppen kennen.

Die allgemeine Botanik erstrebte unter dem Einfluß der von K. F. WOLFF [1]) begründeten Entwicklungsgeschichte später eine Vertiefung unserer Kenntnisse über den Blütenaufbau. Als das umfassendste Werk in dieser Richtung ist PAYER'S „organogénie de la fleur“ (Paris 1857) zu nennen, welches durch die zahlreichen künstlerisch ausgeführten Abbildungen stets ein Monumentalwerk bleiben wird, wenn auch der Text nicht auf derselben Höhe steht, wie die Abbildungen.

In EICHLER'S „Blütendiagrammen“ (I 1875, II 1878) ist die Blütengestaltung vom vergleichendmorphologischen Standpunkt aus (wie er zu EICHLER'S Zeit gegeben war) mit vorbildlicher Umsicht und Gründlichkeit erörtert.

Da in diesem Werk ein ungemein reiches Material geboten war, so haben es die darauffolgenden Darstellungen meist vorgezogen, das von EICHLER gegebene nachzuschreiben.

Eine weitere Richtung, die viel Beifall gefunden hat, ist die sog. „anatomische“, d. h. die Beurteilung der Blütenmorphologie auf Grund des Gefäßbündelverlaufes. Ehe man einer Methode folgt, ist stets zu prüfen, was sie leisten kann.

Dabei ist folgendes zu beachten:

1. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Anlegung der einzelnen Blattorgane an einem Blütenvegetationspunkt, der Ausbildung der Leitbündel vorauseilt. *Die Organe sind für das Auftreten der Leitbündel bestimmend*, nicht umgekehrt [2]).

2. Es kommen demgemäß auch Blattorgane vor, die keine Leitbündel besitzen (vgl. p. 1322), namentlich tritt dies auch bei vielen verkümmernden Organen auf. Diese sind mit der „anatomischen Methode“ also nicht nachzuweisen.

3. Dagegen ist dem Verf. kein sicheres Beispiel bekannt, in welchem man auf eine Verkümmerung daraus schließen könnte, daß nur ein Leitbündel, nicht aber das zugehörige Blattorgan — wenn auch nur in seinen Jugendstadien — übrig geblieben wäre.

4. Man kann daraus, daß zwei Leitbündel sich miteinander vereinigen, nicht schließen, daß zwei Blattorgane genetisch zusammengehören. Das beweist ohne weiteres ein Blick auf die Verbindung der Blattspurstränge in den vegetativen Sproßachsen, wie sie namentlich durch NAEGELI'S Untersuchungen bekannt geworden sind. Man kann daraus nicht einmal die Divergenzen mit Sicherheit bestimmen.

5. Andererseits ist nachgewiesen, daß in manchen Blüten die Leitbündel von Blattorganen sich miteinander vereinigen, die sicher in *keinem* genetischen Zusammenhang stehen.

[1]) K. F. WOLFF, Theoria generationis. Halle 1759.
[2]) Vgl. p. 282.

So z. B. bei Tilia ulmifolia [1]). Von dem Gynaeceum gehen 10 Bündel abwärts, die sich zu einem geschlossenen Ring vereinigen. An ihn schließen die Bündel, welche zu den 5 obersten Mikrosporophyllen gehen, sich an, während die der übrigen sich zu einem episepalen Bündel vereinigen, das jeweils von rechts und links den zu einem Blumenblatt gehenden Strang aufnimmt und später mit dem Kelchblattbündel verschmilzt. Außerdem stimmen die Anschlußverhältnisse der Bündel nicht in allen Blüten einer Art ganz überein. Auf das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Blattorgane der Blüten kann man demgemäß aus dem Leitbündelverlauf keine Schlüsse ziehen.

So sind denn auch bleibende Ergebnisse für die Auffassung der Blütengestalt aus den zahlreichen Arbeiten, die sich namentlich seit van Tieghem's „Anatomie comparée de la fleur" mit dem Gefäßbündelverlauf in den Blüten beschäftigt haben, nicht zu verzeichnen.

Das Interesse für die Gestaltungsverhältnisse der Blüte als solche, d. h. ganz abgesehen von ihrer funktionellen Bedeutung — trat zeitweise etwas in den Hintergrund, als namentlich unter dem Einflusse von Darwin's Orchideenuntersuchungen, die von Kölreuter und Chr. K. Sprengel schon am Ende des 18. Jahrhunderts begründete „Blütenbiologie" einen mächtigen Aufschwung nahm. Es handelt sich dabei namentlich um die Einrichtungen zur Fremd- und Selbstbestäubung der Blüten. Zahlreiche wertvolle Beobachtungen lehrten, daß Gestaltungsverhältnisse der Blüten, an denen man früher achtlos vorübergegangen war, für die Bestäubung von Bedeutung sind. Freilich führten die Erfolge der Blütenbiologie teilweise auch zu kritikloser teleologischer Betrachtung der Blütengestaltung und zu Theorien über das Zustandekommen der Blüten, die jenseits aller Erfahrung lagen.

Manche Blütenbiologen waren der Ansicht, daß die fast unübersehbare Mannigfaltigkeit der Blütenformen sich lediglich dadurch herausgebildet habe, daß sich 3—4 verschiedenartige Blütenteile „verschiedenen Lebensbedingungen entsprechend eben so verschiedenen Lebensdiensten angepaßt haben, welche sämtlich in engerer Beziehung zur Befruchtung stehen" [2]).

Die Ansicht, daß alle Gestaltungsverhältnisse in den Blüten auf Anpassung, durch Erhaltenbleiben vorteilhafter Abänderungen im Kampf ums Dasein beruhe, läßt sich aber nicht aufrecht erhalten. Eine nicht durch Theorien beeinflußte Beobachtung ergibt vielmehr auch bei den Angiospermen wie bei den Blüten der Gymnospermen (p. 1512), daß die Mannigfaltigkeit der Gestaltungsverhältnisse eine größere ist als die der Lebensbedingungen. Es kann darüber auf das im Ergänzungsband [3]) Gesagte und durch Einzelbeispiele Belegte verwiesen werden.

Aber auch die folgenden Schilderungen werden das erläutern.

Es braucht demnach kaum noch erwähnt zu werden, daß für uns die von H. Müller vertretene Anschauung, daß die verschiedenen Blütenformen insektenblütiger Pflanzen von den Insekten (natürlich unbewußt) „gezüchtet" worden seien, nicht haltbar ist. Selbstverständlich werden Pflanzen, die auf die Erhaltung durch Samen angewiesen sind, aussterben, wenn ihre Blüten für die Bestäubung nicht geeignet sind und nicht etwa Samenbildung ohne Befruchtung eintritt. Aber entstanden ist die Mannigfaltigkeit der Blütenformen gewiß nicht durch Variieren nach beliebigen Richtungen und Erhaltenbleiben des Passendsten. Es läßt sich nicht bezweifeln, daß — namentlich in theoretischer Beziehung — die Blütenbiologie einer neuen kritischen Durcharbeitung dringend bedarf.

---

[1]) M. Hirmer, Beitr. zur Morphologie der polyandrischen Blüten. Flora 110, p. 161.

[2]) Herm. Müller, Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. Schenk, Handb. der Bot. I (1879) p. 5.

[3]) Goebel, Die Entfaltungsbewegungen. Jena 1920.

Auf die Erörterungen der Blütengestaltung auf phylogenetischer Grundlage soll im folgenden nicht eingegangen werden. Es wurde früher schon betont, daß man „phylogenetische“ Beziehungen wohl innerhalb einzelner natürlicher Gruppen ermitteln kann, daß aber alle Betrachtungen über den Zusammenhang der einzelnen Gruppen untereinander auf vollständig unsicherer Grundlage beruhen. Das gilt auch für die Angiospermen und die Beziehungen ihrer Blüten zu denen der Gymnospermen.

Die Angiospermen tauchen — scheinbar plötzlich und unvermittelt — in der unteren Kreide auf.

Woher sie kommen, wissen wir nicht, und ihre Ahnen, die „Pro-Angiospermen“ sind vorläufig nur auf dem Wege der Divination erreichbar, fallen also in das Reich der Dichtung.

§ 2. Allgemeines über den Blütenaufbau.

Die Blütenachse ist, trotzdem sie, wie eben bemerkt, äußerlich meist wenig hervortritt, von großer Bedeutung für die Gesamtgestaltung der Blüten. Der Blütenvegetationspunkt ist mit begrenztem Wachstum versehen. Vielfach wird er namentlich zur Bildung des Gynaeceums, bei reduzierten Blüten auch zur Bildung einzelner Staubblätter, ganz aufgebraucht. In ihm sind offenbar auch die Baumaterialien schon zum großen Teil vorhanden, aus denen die Blütenorgane aufgebaut werden. Wir sahen z. B. (p. 156), daß die weiblichen Blüten von Filago arvensis aus beträchtlich kleineren Blütenvegetationspunkten hervorgehen, als die Zwitterblüten (Fig. 171). Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, daß die Stellung der Blütenorgane, die häufig abweicht von der der Blätter derselben Pflanze, durch das Verhalten der Blütenachse bedingt ist. Namentlich sind bei Pflanzen mit „zerstreuter“ („spiraliger“) Blattstellung Blüten mit Wirtelstellung sehr verbreitet. Es hängt das offenbar einmal mit der Begrenztheit des Wachstums der Blütenachsen zusammen — es ist auch sonst deutlich, daß die Asymmetrie eines Organs (wie sie in der zerstreuten Blattstellung sich ausspricht) bei stärkerem Wachstum deutlicher hervortritt[1]) — andererseits mit der Verbreiterung des Blütenvegetationspunktes gegenüber dem vegetativen.

Worin es begründet ist, daß manche Blüten die acyklische (unsymmetrische) Anordnung der Blattorgane beibehalten haben, wissen wir freilich nicht. Es scheint dies beim Auftreten zahlreicher (im Verhältnis zum Vegetationspunkt) kleiner Blattanlagen leichter zu gehen, als bei relativ größeren. Übrigens kommt eine Rückkehr zur zerstreuten Blattstellung (nach der wirteligen) auch abgesehen von den Fruchtblättern mancher Rosifloren z. B. bei den Staubblättern mancher Euphorbiaceen (auch wie es scheint denen von Pandanus) vor.

Die Bedeutung der Blütenachse macht sich ferner durch die Lageveränderungen geltend, die in den perigynen und epigynen Blüten auftreten, und namentlich auch in ihrem Einfluß auf die Gesamtsymmetrie der Blüte, deren Bedeutung erst in neuester Zeit erkannt wurde.

Was das äußere Hervortreten der Blütenachse anbetrifft, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden: in dem einen handelt es sich um eine von vornherein (schon im embryonalen Zustand) langgestreckte Blütenachse wie z. B. in den Blüten von Magnoliaceen, Myosurus u. a. In den anderen ist die Verlängerung der Blütenachse (durch Streckung Eines oder mehrerer Internodien) eine nachträglich (bei der Entfaltung) erfolgte.

[1]) Vgl. Ergänzungsband.

Einige Beispiele für den letztgenannten Vorgang mögen angeführt werden, zumal die Frage nach der etwaigen Bedeutung eines so ungewöhnlichen Vorganges naheliegt — beantwortet ist sie freilich nur in wenigen Fällen.

Bei Helicteres [1]) ist die Blütenachse oberhalb des Kelches schon in der Blütenknospe stielartig verlängert — tatsächlich dürfte das dasselbe bedeuten, als ob der Blütenstiel (dessen Entwicklung ja vielfach für die Bestäubung in Betracht kommt) entsprechend länger wäre. Ähnliche Beziehungen dürfen wir wohl für die Blüten der Rutacee Boenninghausenia (Fig. 1510) annehmen. Die starke Verlängerung der Blütenachse unterhalb des Fruchtknotens wirkt biologisch ebenso, als ob der (verhältnismäßig kurze) Griffel so viel länger wäre.

Bei Capparideen tritt eine Verlängerung der Blütenachse ein sowohl unterhalb des Androeceums (es bildet sich ein „Androphor") als unterhalb des Gynaeceums („Gynophor"). Ob das etwa damit im Zusammenhang steht, daß die Bestäubung durch die Flügelspitzen von nachts fliegenden Tieren erfolgt (für welche durch Streckung der Blütenachse ein weiterer Spielraum geschaffen würde), darf wohl als zweifelhaft bezeichnet werden.



Fig. 1461. Arachis hypogaea. Zweigstück mit drei befruchteten Blüten, deren „Gynophore"-Verlängerungen des Stückes der Blütenachse unterhalb der noch sehr kleinen jungen Frucht, die äußerlich nicht hervortritt — in den Boden eingedrungen sind und ganz wie Wurzeln aussehen.

Dagegen ist sicher, daß das „Gynophor" der Blüten von Arachis hypogaea (Fig. 1461) die Verlängerung bildet, welche die junge Frucht in den Boden — in welchem sie heranreift — bringt. Außerhalb des Bodens gehen die Früchte zugrunde, weil sie dann nicht die nötigen Aschenbestandteile aufnehmen können. Die Abwärtskrümmung erfolgt so früh, daß von dem „Gynophor" die Frucht sich nicht abhebt — die Gebilde sehen ganz wie Wurzeln aus. Erst im Boden schwillt dann die Frucht an. Es

---

[1]) Vgl. Ergänzungsband p. 226.

ist klar, daß das für das Eindringen in den Boden von Bedeutung ist. Auch hier tritt die Verlängerung der Blütenachse „vikariierend“ für eine solche des Blütenstiels (oder wie z. B. bei Trif. subterraneum des Inflöressenzstieles) ein, wie sie in anderen Fällen von „Geokarpie“ die Versenkung der Frucht in den Boden zustande bringt.

Wir sehen aus diesen Beispielen jedenfalls soviel, daß die Blütenachse die bei den vegetativen Sproßachsen so häufige Streckung auch zwischen zwei Blattwirteln der Blüte ausführen kann, wenn sie es auch bei den meisten Blüten nicht tut. Aus ihrem begrenzten Wachstum aber ergibt sich, daß eine so scharfe Abgrenzung zwischen „Achse“ und Anhangsorganen (Blättern), wie sie an vegetativen Sproßen eintritt, keineswegs immer nachweisbar ist. Vielmehr treten, wie in der 1. Aufl. betont wurde, bei der Blüte vielfach Abkürzungen in der Entwicklung auf, welche eine einseitig-ontogenetische Betrachtung früher öfters zu Fehlschlüssen veranlaßt hat.

§ 3. Terminale Blätter und Entstehungsfolge.

Mit dem begrenzten Wachstum der Blütenachse stehen zwei Eigentümlichkeiten im Zusammenhang[1]): einmal die Tatsache, daß in der Blüte terminale Blätter nicht selten sind, sodann die, daß die Reihenfolge des Auftretens der Blütenorgane nicht selten von der „akropetalen“ beim vegetativen Sprosse abweicht.

α) „Terminale Blätter“ entstehen dann, wenn der Vegetationspunkt (die embryonale Region des Sprosses) zur Blattbildung ganz aufgebraucht wird. Bei einem Sprosse begrenzten Wachstums wird das besonders

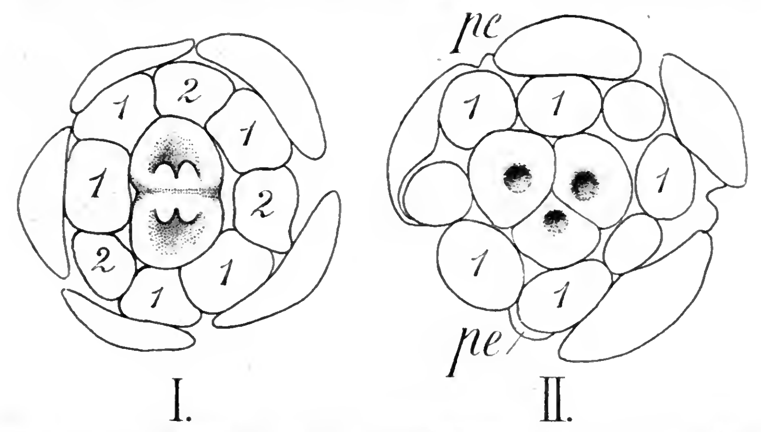


Fig. 1462. Acer Pseudoplatanus. Zwei Blütenknospen (*I* mit 2, *II* mit 3 Makrosporophyllen, in Oberansicht vergr.). Mit *1* sind die zuerst entstehenden, mit *2* die eingeschalteten Staubblätter bezeichnet. (In der Fig. II sind 3 episepale Sektoren bevorzugt.)

leicht eintreten. Es können sich mehrere Blätter in den Vegetationspunkt gewissermaßen teilen, oder er kann zur Bildung eines einzigen aufgebraucht werden, der Vorgang ist in beiden Fällen im wesentlichen der gleiche. Ersteres ist sehr häufig der Fall bei der Bildung des Gynaeceums. Diese Tatsache ist für die „Deutung“ des Fruchtknotens wichtig[2]). Ein Beispiel gibt Fig. 1462 für Acer. Die Fruchtblätter bilden den Abschluß der Blütenknospe. Wir sehen, wie sowohl beim Vorhandensein von zwei als

[1]) Ohne daß sich dafür teleologische Beziehungen angeben ließen.

[2]) Z. Entwicklungsgeschichte d. unterständigen Fruchtknotens. Bot. Zeit. 1887.

von drei Fruchtblättern das ganze Areal des Blütenvegetationspunktes für diese aufgebraucht wird. Was hier für zwei oder drei Blätter gilt, gilt in anderen Fällen für eines. In diesem engeren Sinne terminal an der Blütenachse sind ebenso einzeln an derselben auftretende Mikro- oder Makrosporophylle, z. B. erstere bei Callitriche, Casuarina, Najas, letztere bei Typha u. a.

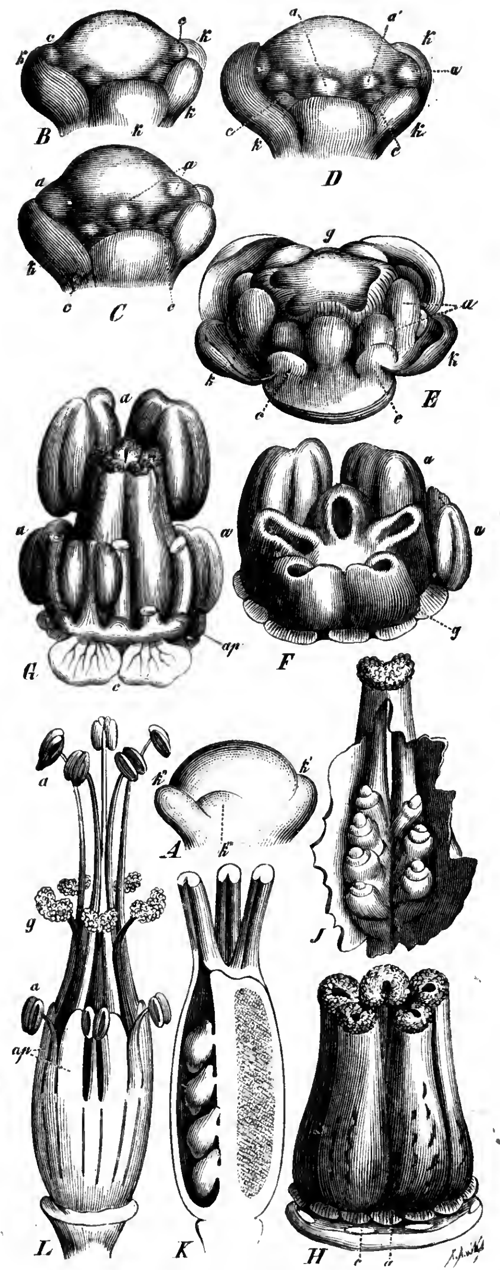


Fig. 1463. Oxalis violacea. Blütenentwicklung nach PAYER. *A* Junge Blüte mit succedan auftretenden Kelchblättern (*k' k'' k'''*). *B* Ältere Blüte mit Anlage von Blumenkronenblättern *c*. *C* Die Kelchstaubblätter *a* angelegt, bei *D* auch die Kronenstaubblätter *a'*. Bei *E* sind die 5 Fruchtblätter vorhanden. Die episepalen Staubblätter werden länger als die epipetalen.

β) Die allgemeine Regel für die Entstehungsfolge seitlicher Organe ist, daß sie in progressiver Reihenfolge[1]) entstehen, d. h. die jüngsten stehen der embryonalen Region am nächsten, mag diese nun am Scheitel oder anderswo liegen. Es wurde (p. 65) darauf hingewiesen, daß bei Organen begrenzten Wachstums häufig der Scheitel in der Entwicklung vorauseilt, während tiefere Zonen noch Neubildungen hervorbringen. Dies tritt auch bei Blüten häufig in die Erscheinung. Namentlich die Staubblätter entstehen nicht selten in „absteigender" Reihenfolge (z. B. Cistineen Fig. 1505, Malvaceen u. a.). Denken wir uns eine Blüte, in der 5 Fruchtblätter oben am Blütenvegetationspunkt vorhanden sind, welche mit den fünf Kelchblättern alternieren. Die fünf ersten Staubblätter stehen dann alternierend mit den Kelchblättern, die nächsten fallen über die Kronenblätter usw. Bleiben nur zwei Staub-

[1]) Diese Bezeichnung, welche umfassender ist als die der „akropetalen" und „basipetalen" Entstehung, wurde vorgeschlagen in der Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse" (Arb. a. d. botan. Institut in Würzburg, herausgeg. von SACHS, 2. Bd.) und von DE BARY z. B. auch für die Pilze angewandt.

blattkreise über, so stehen die Kelchstaubblätter höher als die über den Blumenblättern stehenden. Wir haben dann eine der Möglichkeiten der Entstehung sogenannter „obdiplostemoner“ Blüten. Diese können wir ableiten von Blüten mit polyandrischem in absteigender Reihenfolge entstehendem Androezeum, während die diplostemonen die gewöhnliche „aufsteigende“ Entwicklungsfolge besitzen. Natürlich brauchen obdiplostemone Blüten nicht überall in derselben Weise zu entstehen — zumal ihre Abgrenzung von diplostemonen nicht immer leicht ist. Oxalis z. B. (Fig. 1463) ist nach Payer diplostemon. Aber eine Minderung der Blumenblattsektoren der Blütenachse in einem frühen Stadium (später tritt sie durch das Kleinerbleiben der epipetalen Staubblätter deutlich hervor) würde schon genügen, um die epipetalen Staubblätter auf gleiche Höhe wie die episepalen oder sogar unter sie zu bringen. Nach Frank [1]) sollen die Kronstaubblätter sogar etwas früher entstehen als die Kelchstaubblätter. Die Frage der Obdiplostemonie bedarf einer neuen vergleichenden Untersuchung. Hier sollte nur der allgemeine Gesichtspunkt betont werden, daß es sich um Schwankungen in dem Verhalten von nur begrenzter Entwicklung fähigen Vegetationspunkten handelt.

γ) Eine Abweichung in der Entstehungsfolge der Blütenteile findet sich auch bei manchen dorsiventralen Blüten, und zwar bei denjenigen, bei welchen sich die Dorsiventralität schon in der, von der gewöhnlichen radiären abweichenden Gestalt des Vegetationspunktes ausspricht, eine Erscheinung, die auch bei manchen Infloreszenzen wiederkehrt [2]).

Es ist hier eine Seite des Blütenvegetationspunktes die geförderte, entweder die der Hauptachse zu- oder die ihr abgekehrte. Ersteres ist z. B. der Fall bei Reseda.

Während bei Blüten mit allseitig gegen die Spitze hin fortschreitender Organanlage der Vegetationspunkt auch schon vor der Anlage der Blattgebilde nach allen Seiten hin gleichgeformt, d. h. radiär ist, hat er bei Reseda und in anderen Fällen symmetrische Gestalt [3]), er ist auf der der Infloreszenzachse zugewendeten Seite höher als auf der ihr abgewendeten. Diesem Bau entspricht auch die Entwicklungsfolge der Kelch- und Kronenblätter [4]). Die ersten Kelchblätter treten auf der der Infloreszenzachse zugewendeten Seite auf, ihnen folgen nach vorne hin fortschreitend die weiteren Kelchblattanlagen und ebenso ist es mit den Kronen- und Staubblättern (und zwar tritt das erste Staubblatt schon auf, noch ehe die sämtlichen Kronenblätter gebildet sind), auf die Anordnung der letzteren wird unten noch zurückzukommen sein.

Eine ähnliche ungleichseitige Entwicklungsfolge finden wir bei den Papilionaceenblüten [5]), nur daß hier umgekehrt die Entwicklung von vorn nach hinten, gegen die Infloreszenzachse hin fortschreitet (Fig. 308). Es liegt hier ungleichseitige Entwicklung vor, wobei aber die tiefer stehenden Blattkreise nicht immer früher entstehen als die höher stehenden. Wir kennen derartige Vorkommnisse, von dem oben erwähnten bei Reseda

---

[1]) A. B. Frank, Über die Entwickelung einiger Blüthen mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponierung. Jahrb. für wissensch. Bot. X, p. 216.

[2]) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. a. d. bot. Institut in Würzburg, herausgeg. v. Sachs, 2. Bd. Außerdem p. 294.

[3]) Auch bei den dorsiventralen Infloreszenzen spricht sich, wie früher hervorgehoben wurde, die Dorsiventralität schon in der Gestalt des Vegetationspunktes aus, eine Tatsache, die bei allen Erklärungsversuchen von größter Wichtigkeit ist.

[4]) Vgl. Payer, a. a. O. p. 193, Taf. 39; Goebel, Botan Zeit., 1882, p. 388 ff.

[5]) Vgl. Payer, a. a. O. p. 517; Hofmeister, Allg. Morphol., p. 464; Frank, Über Entwicklung einiger Blüten, in Pringsheim's Jahrbüchern, 10. Bd., p. 205 ff.

abgesehen, noch bei anderen Pflanzen, wie den Lentibularieen [1]). Es findet auch hier schon vor dem Auftreten der Blattgebilde eine Förderung der einen Seite des Blütenvegetationspunktes statt, und auf dieser Seite treten auch Kelchblätter, Kronenblätter und Staubblätter von Pinguicula vulgaris zuerst auf, während auf der anderen Seite die Kelchblattanlagen noch nicht sichtbar sind. Auch bei Utricularia entsteht der obere Teil der Blumenkrone erst nach der Anlegung der (in Zweizahl auf der geförderten Seite gebildeten) Staubblätter.

Die Zahlen- und Stellungsverhältnisse werden aber bei dieser einseitigen Entwicklung nicht geändert. Man könnte daraus schließen, daß am Blütenvegetationspunkt gleich von Anfang an für die einzelnen Organe bestimmte Baustoffmengen oder bestimmte „Entwicklungsfelder" vorhanden sind, von denen aber einzelne, unter dem Einfluß der Dorsiventralität der Blüten, den anderen zeitlich vorauseilen können.

Es ist diese einseitige Förderung in der Entwicklungsfolge nur eine der Äußerungen der Blütendorsiventralität. Wie andererseits ausgeführt ist [2]), können auch anscheinend radiäre Blüten durch die Reihenfolge der Verstäubung der Antheren zu erkennen geben, daß sie dorsiventral beeinflußt sind.

Wir haben also Beeinflussungen in der Anlegung und in der Entfaltung zu unterscheiden, die, wie das früher (p. 291) angeführte Beispiel der Papilionaceen zeigt, sogar in verschiedenen Perioden der Entwicklung ein und derselben Blüte in entgegengesetztem Sinne sich äußern können.

δ) Hierher gehört auch die Erscheinung der Proterogynie. Die Entwicklung der Narben mancher Pflanzen eilt der der Antheren voraus. Auf die Bedeutung dieser Art der „Dichogamie" (die Proterandrie entspricht ja der gewöhnlichen progressiven Anlegung und Entfaltung) für die Fremdbestäubung kann hier nicht näher eingegangen werden. Die kausalen Beziehungen kennen wir nicht. Es sei nur betont, daß wir keinen Grund haben, die Bedingtheit der Proterogynie anders aufzufassen, als die anderen Fälle absteigender Entfaltungs- und Entwicklungsfolge der Blütenorgane, d. h. es liegt eine mit der begrenzten Wachstumsdauer der Blütenachse zusammenhängende Änderung der Entfaltung vor [3]), die nützlich sein kann, aber nicht im Kampf ums Dasein „erworben" wurde.

§ 4. Anordnungsprobleme.

Man ordnet die Stellungsverhältnisse der Blütenorgane gewöhnlich in die Kategorien: cyklisch (mit Quirlstellung) und acyklisch ein (mit zerstreuter Blattstellung) und betrachtet die „hemicyklischen" (bei denen z. B. Kelch und Blumenkrone cyklisch sind) als eine Art Übergangsbildung.

Es mag an zwei Beispielen erörtert werden, welche Probleme sich daran knüpfen.

Als hemicyklisch sind die Blüten der Gattung Ranunculus kekannt: Ein fünfzähliger Kelchblattwirtel „alterniert" mit einem fünfzähligen Kronblattwirtel, darauf folgen zahlreiche „spiralig" angeordnete Staub- und Fruchtblätter. Die Entwicklungsgeschichte (Fig. 1464) zeigt, daß die

[1]) Buchenau, Morphol. Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit., 1865.

[2]) Ergänzungsband, wo namentlich die kryptodorsiventralen Blüten, die Resupination und andere mit der Blütensymmetrie (bzw. Asymmetrie) in Beziehung stehende Erscheinungen besprochen sind.

[3]) Vgl. die anderen im Ergänzungsband angeführten Beispiele!

Kelchblätter ungleichzeitig auftreten. Ihrer Entstehungsfolge nach können wir sie als eine zusammengeschobene $^2/_5$ „Spirale“ betrachten. Das ist auch bei anderen „Kelchen“ der Fall und spricht sich teilweise auch in ihrer Gestalt (manche Rosa-Arten) und in der Größe und Deckung der Kelchblätter aus. Die Blumenkrone dagegen tritt (nach PAYER) simultan als fünfgliedriger Wirtel auf (Fig. 1464, *A*). Darauf folgt dann Androeceum und Gynaeceum. Die Blumenblätter bleiben hier, wie in zahlreichen anderen Blüten, zunächst in ihrer Entwicklung gegenüber den Sporophyllen auffallend zurück. Erst kurz vor der Entfaltung setzt ein stärkeres Wachstum ein. Das mag kausal damit zusammenhängen, daß sie als umgebildete Staubblätter zunächst eine Hemmung erfahren, und erst dann sozusagen in eine neue Bahn einlenken, demzufolge also hinter den anderen zurückbleiben. Weder die Betrachtung der fertigen Blüte noch die Entwicklungsgeschichte geben uns aber einen Einblick in das Zustandekommen der Blüte. Dieser kann nur gewonnen werden durch den Vergleich, der selbstverständlich die Entwicklungsgeschichte in sich begreift.

Dieser Vergleich zeigt uns, daß wir in einer Ranunculusblüte nicht vier Organgruppen, Kelch, Blumenkrone, Androeceum und Gynaeceum zu unterscheiden haben, sondern nur zwei: eine (bei Ranunculus durch den „Kelch“ gegebene, bei anderen Formen korollinisch ausgebildete) Blütenhülle, die meist aus fünf Blättern besteht, und einen (den Rest der Blütenachse bedeckenden) Sporophyllkegel.

Fig. 1464. Ranunculus trilobus. Blütenentwicklung nach PAYER. *A* Junge Blüte von oben: Kelchblätter (k' k'' ...) nach $^2/_5$ Blumenblätter *c* simultan entstanden. *a* Staubblätter, deren Anordnung in Schrägzeilen nicht deutlich hervortritt. *g* Fruchtblätter (Makrosporophylle).

Das tritt besonders deutlich hervor, wenn wir damit die cyklischen Blüten einer anderen Ranunculacee, Aquilegia (Fig. 1465) vergleichen. Wir sehen bei ihnen außer den fünf Kelchblättern (von denen in den Seitenansichten der Abbildungen drei sichtbar sind) zehn Zeilen von Sporophyllen. Von diesen ist aber der unterste 5zählige Wirtel zu Honigblättern, die zugleich als Blumenkronenblätter funktionieren, umgebildet. Sie sind in der Abbildung schraffiert. Man sieht namentlich in der jüngeren Blüte (links) deutlich, daß sie dem Sporophyllkegel angehören, dessen Blattanlagen bei ihrer Entstehung weniger Platz am Vegetationspunkt einnehmen, als die Blätter der Blütenhülle. Blüten mit symmetrischen Vegetationspunkten, deren Sporophylle in 10 Orthostichen stehen,

wie die von Aquilegia, sind aber bei den Ranunculaceen selten. Viel häufiger sind die asymmetrischen. Der Sporophyllkegel besteht dann aus in Schrägzeilen angeordneten Staubblättern und einer kleineren oder größeren Zahl von Fruchtblättern. Als „primitiv" werden wir die Blüten betrachten können, bei denen die Staubblattzeilen unten je Ein Honigblatt haben, wie z. B. Nigella damascena (Fig. 1466, *1*). Gewöhnlich sind 8 oder 13 solche Staubblattschrägzeilen vorhanden. Sind es 13, so fallen 5 davon annähernd über die Zwischenräume zwischen den 5 Blütenhüllblättern, „alternieren" also mit diesen. Von hier aus sind zwei Veränderungen möglich. Entweder es beginnen nicht mehr alle Schrägzeilen mit Honigblättern — dann bleiben häufig nur fünf übrig. So gelegentlich

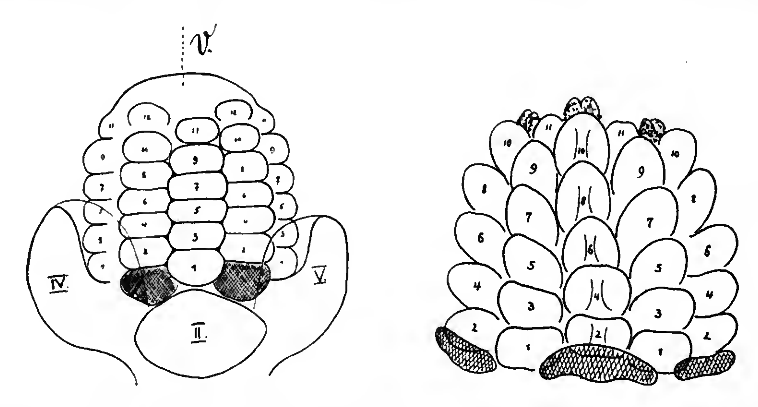


Fig. 1465. Aquilegia chrysantha, zwei Blüten (jüngere links) in Seitenansicht. *II*, *IV*, *V* drei der Kelchblätter, die Honigblätter (Blumenblätter) sind schraffiert, sie erscheinen deutlich als zum Staubblattkomplex gehörig. Die einzelnen Staubblattwirtel sind beziffert. *v* Vegetationspunkt der Blütenachse.

bei Helleborus foetidus, regelmäßig bei Ranunculus. Wir erhalten die hemicyklischen Blüten, denen sich die cyklischen dann anschließen, wenn der Blütenvegetationspunkt statt asymmetrisch zu bleiben symmetrisch wird und deshalb gerade Staubblattzeilen (aus alternierenden Quirlen bestehend) bildet. Oder es findet eine Reduktion in der Zahl der Schrägzeilen statt ohne Rücksicht darauf, ob diese mit den Blütenhüllblättern alternieren oder nicht.

Die Delphinium-Arten z. B. haben normal 8 Schrägzeilen, Delph. Consolida nur fünf. Es ist nur Ein Honigblatt vorhanden. In Wirklichkeit ist es aber, wie Fig. 1467 zeigt, ein Doppelgebilde, aus zwei Anlagen verwachsen; die verkümmerten Honigblätter sind noch in Resten vorhanden, und zwar so, daß ihre Zahl auf eine Reduktion der Staubblattzeilen hindeutet[1]). In „gefüllten" Blüten gelangen sie zur Ausbildung. Es scheint, daß auch bei D. Consolida noch 8 Staubblattschrägzeilen zur Entwicklung gelangen können. Leider sind experimentell die Stellungs- und Zahlenverhältnisse der Ranunculaceenblüten noch nicht geprüft. Sie wurden hier als Beispiel kurz behandelt, weil sie nach des Verf. Ansicht besonders deutlich zeigen:

1. daß die Blüten alle bestehen aus einer einfachen Blütenhülle und einem Sporophyllkegel, der entweder asymmetrische oder symmetrische

[1]) Vgl. Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. w. Bot. XVII, p. 27. Daß bei D. Consolida eine Reduktion in den Blüten stattfand, geht schon daraus hervor, daß nur noch Ein Fruchtblatt vorhanden ist.

Anordnung zeigen kann und dessen unterste Glieder zu Honigblättern umgebildet sind (vgl. auch Fig. 334 von Helleborus foetidus);

2. daß die Zahlen- und Anordnungsverhältnisse selbst innerhalb einer Gattung und Art schwanken können, wobei, nach dem später Anzuführenden Ernährungsvorgänge beteiligt sein werden.

3. Daß aus „acyklischen" Blüten leicht hemicyklische hervorgehen können, während die cyklischen eine Änderung in der Gesamtsymmetrie des Blütenvegetationspunktes (der, bildlich gesprochen, aus einem gedrehten zu einem geradläufigen werden muß) erfordert.

Die Bedeutung der angeführten Tatsachen für die Frage nach der Entstehung der „Blumenkrone" wird später zu erörtern sein.

Fig. 1466 (nach BAILLON). *1—3* Nigella damascena. *1* Diagramm, acht schräge Staubblattzeilen, 5 Fruchtblätter, an der Basis jeder Staubblattzeile ein Honigblatt. *2—3* Fruchtbildung (im Unterschied zu anderen Ranunculaceen synkarp).

Unsere Auffassung[1]) unterscheidet sich von der in EICHLER's Blütendiagrammen vertretenen erheblich. Sie legt kein Gewicht auf die „Divergenzen", sondern geht aus von der Gesamtsymmetrie der Blüten, die bedingt ist durch das Verhalten des Blütenvegetationspunktes. Der Unterschied zwischen „acyklischen" und hemicyklischen Blüten erscheint dabei als ein sekundärer. Der Blütenvegetationspunkt aber verhält sich nicht überall gleich, daher die verschiedenen Formen, die hier nur flüchtig berührt werden konnten. Es ist auch klar, daß eine Blütenbildung, die in ihrer primitivsten Form (bei der die untersten Glieder der Staubblattzeilen noch nicht zu Honigblättern umgebildet sind) aus Hülle und Sporophyllkegel besteht, sich ungezwungen an die Ausbildung der Pteridophytenblüten und der männlichen Blüten der Gymnospermen anschließen läßt.

Das „Alternieren" der Blumenblätter mit den Blütenhüllblättern erscheint uns bei den hemicyklischen Ranunculaceen also als ein abgeleiteter

[1]) Vgl. GOEBEL, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. w. Botanik, XVII (1886) und R. SCHRÖDINGER, Der Blütenbau der zyomorphen Ranunculaceen, Jena 1909.

und nicht überall verwirklichter Vorgang, dessen Zustandekommen wir verfolgen können. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Stellen der Blütenachse zwischen den Frucht- und den Kelchblättern gegenüber den anderen in der Stoßzufuhr bevorzugt sind. Es sind dieser Anschauung nach innere Gründe, welche das häufige Auftreten cyklischer Blüten bedingen, denn es ist nicht zu bezweifeln, daß cyklische Blüten bezüglich der Bestäubung usw. ebenso zweckmäßig gebaut sind wie acyklische.

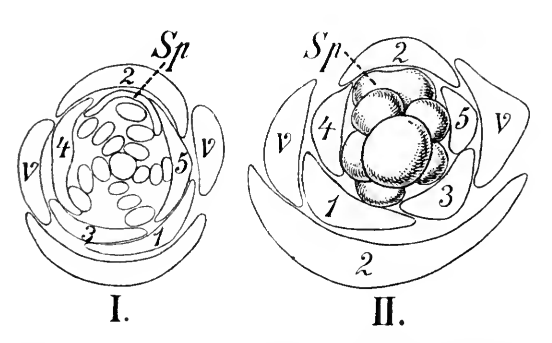


Fig. 1467. Delphinium Consolida. *I* Querschnitt durch eine Blüte mittlerer Entwicklung, unten das Deckblatt, *1—5* die Blütenhüll(-Kelchblätter), 5 schräge Staubblattzeilen. In der Mitte das einzige noch unentwickelte Fruchtblatt, *Sp* Honigblatt. *II* Junge Blüte (stärker vergr. als *I*), man sieht das Honigblatt, das aus 2 Anlagen verschmolzen ist, ausgerandet.

Die neuerdings von Salisbury[1]) vertretene Auffassung, daß für die Ranunculaceenblüte eine Anordnung der Teile in 6 oder 3 Orthostichen primitiv war und daß diese Anordnung durch Spaltung der Glieder verdeckt wurde, hat meiner Ansicht nach keine tatsächliche Grundlage.

Die cyklischen Ranunculaceenblüten wie die von Aquilegia leiten auch unmittelbar über zu solchen Dikotylenblüten, die wie die von Oxalis (Fig. 1463) aus lauter gleichzähligen („isomeren") Blattkreisen aufgebaut sind, nur daß die Zahl der Staubblattwirtel auf zwei verringert ist. Auch im Gynaeceum treten, wie schon die Ranunculaceen zeigten, häufig Zahlenverminderungen ein, die, wie nachzuweisen sein wird, in ganz bestimmter Beziehung zur Gesamtsymmetrie der Blüten stehen.

Bei den cyklischen Blüten ist es zunächst auffallend, daß bestimmte Zahlenverhältnisse für die Glieder der Blütenwirtel am häufigsten wiederkehren: für die Dikotylen ist die Fünfzahl die häufigste, für die Monokotylen die Dreizahl. Die Gründe dafür sind ganz unbekannt. Erwähnt sei nur, daß, wie aus dem unten Mitzuteilenden hervorgehen wird, eine Ableitung der Zahlenverhältnisse der Monokotylenblüte von der der Dikotylen sich ungezwungen vornehmen läßt, da bei einer Anzahl von Dikotylenfamilien ganz ähnliche Stellungsverhältnisse neben den typischen auftreten, während der umgekehrte Vorgang auf größere Schwierigkeiten stößt.

§ 5. Polyandrische und oligandrische Blüten.

Die Idealblüte der älteren Morphologie war eine mit verhältnismäßig wenig zahlreichen (5—10) Staubblättern (vgl. p. 1558). Solche Blüten finden sich namentlich bei sympetalen Dikotylen. Sie werden durch Insekten bestäubt, die in den Blüten auch gewöhnlich Nektarien antreffen.

Die Frage ist, wie verhalten sich zu diesen Blüten die mit zahlreichen Staubblättern versehenen? Daß zwischen beiden Blütenformen, den oligandrischen und den polyandrischen, enge Beziehungen bestehen müssen,

[1]) E. J. Salisbury, Variation in Eranthis hiemalis and other members of the Ranunculaceae . . . Ann. of bot. 33, 1919 und Variation in Anemone alpina etc. ibid. 34, 1920. Referat in Zeitschr. für Botanik 14 (1922), p. 259.

geht schon daraus hervor, daß beide innerhalb Einer Familie vorkommen können. Eine davon muß also die ursprünglichere, die andere die abgeleitete sein.

Der alten Auffassung nach, wie sie oben kurz dargelegt wurde, sind wenigzählige (oligandrische) Androeceen die ursprünglichen. Demgegenüber haben der Verf.[1]), Nägeli, Celakovsky u. a. die Anschauung zu begründen gesucht, daß vielzählige Androeceen die ursprünglicheren und von ihnen die wenigzähligen (durch Reduktion) abzuleiten seien.

Die Gründe für diese Annahme, welche durch eine Untersuchung Hirmer's besonders gestützt wird [2]), sind folgende:

1. In einer Reihe von Familien läßt sich der Vorgang der Reduktion aus einem polyandrischen Androecum in ein oligandrisches deutlich verfolgen.

2. Auch bei ein und derselben Pflanze läßt sich durch Beeinflussung der Ernährung die Zahl der Staubblätter verringern, also eine Reduktion herbeiführen, und zwar eine solche, die der bei verwandten Formen normal auftretenden entspricht.

3. Die von der idealistischen Morphologie angeführten „Spaltungs"-vorgänge sind in den allermeisten Fällen nicht wirklich beobachtet, sondern nur erschlossen und zwar aus keineswegs triftigen Gründen. „Spaltungen" kommen, wie wir sehen werden, zweifellos vor. Aber es ist verfehlt, alles über einen Leisten schlagen zu wollen, und einem nur auf einzelne Fälle beschränkten Vorgang eine weite Verbreitung zuzuschreiben. Auch da, wo man eine „Spaltung" entwicklungsgeschichtlich sicher nachgewiesen zu haben glaubte, wie z. B. bei den längeren Staubblättern der Cruciferen, liegt nur ein Zusammenrücken von zwei Staubblattanlagen vor.

Außerdem: bei den acyklischen Blüten, auf welche die Spaltungstheorie nicht angewendet wurde, zweifelt niemand daran, daß die polyandrischen Blüten ursprünglich sind. Weshalb sollte es bei den cyklischen auf einmal anders sein?

4. Ferner sehen wir, daß auch die männlichen Blüten der Gymnospermen (abgesehen von den sicher stark reduzierten Gnetaceen) polyandrisch sind. Darnach ist die Wahrscheinlichkeit, daß dasselbe für die Angiospermen zutreffe, eine große. Auch sind von einer Reihe von Botanikern, namentlich Warming, gerade die mit polyandrischen Blüten versehenen (meiner Ansicht nach mit Recht) als die primitiveren angesehen worden.

Die Annahmen, welche zur Unterstützung der Ableitung polyandrischer von oligandrischen Blüten gemacht wurden, mögen im folgenden an einigen Beispielen geprüft werden.

1. Papaveraceen.

Betrachten wir zunächst die Blüte von Eschscholtzia californica (Fig. 1468, 1469) in ihrer Gesamtsymmetrie. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß die rechte und die linke Seite gefördert sind, man kann sie als pleurotroph bezeichnen.

Das spricht sich aus:

1. Darin, daß die seitlich stehenden Blumenblätter zuerst entstehen, und vor ihnen, rechts und links auch die ersten zwei Staubblätter.

2. Darin, daß auch die beiden Fruchtblätter rechts und links stehen.

---

[1]) Goebel, Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes III. Über die Anordnungsverhältnisse der Staubblätter in einigen Blüten. Bot. Zeitung 1882. Naegeli, Mech.-physiol. Theorie der Abstammungslehre 1884. Celakovsky, Das Reduktionsgesetz in den Blüten. Sitz.-Ber. der Kgl. böhm. Gesellsch. der Wissensch., Nr. III, Prag 1894.

[2]) M. Hirmer, Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten. Flora 110 (1918), p. 140 ff.

3. Darin, daß, wie die schematische Fig. 1469 zeigt, auf der linken Seite vor jedem Blumenblatt 8, oben und unten vor jedem nur 6 Staubblätter vorhanden sind.

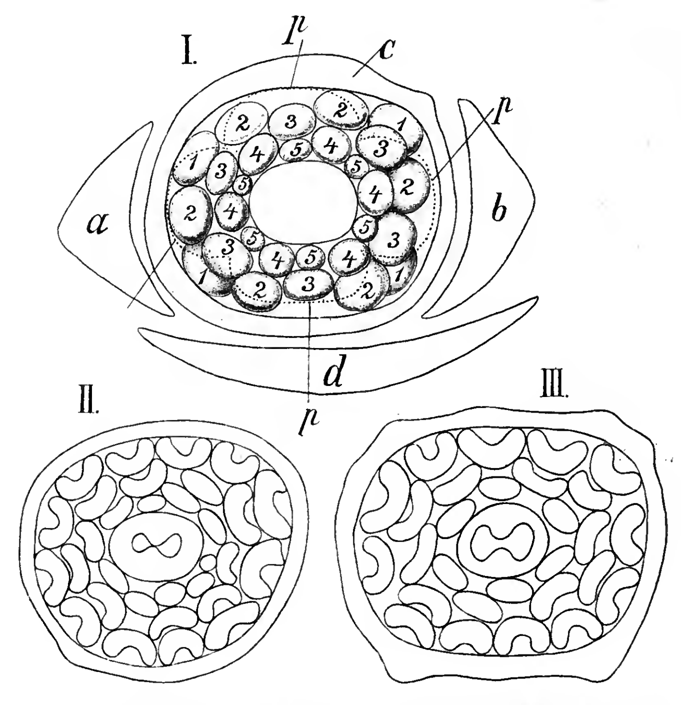


Fig. 1468. Querschnitte durch Blütenknospen von Eschscholzia californica. Bei *I* die zwei Fruchtblätter weggeschnitten. Es sind sichtbar das Deckblatt *d*, die beiden Vorblätter *a* u. *b*, punktiert die vier Blumenblätter, sodann ein vierzähliger und vier sechszählige Staubblattwirtel. Bei *II* u. *III* sind die Antheren durch die nach innen konvexe Krümmung des Konnektivs fast alle schon stark extrors geworden. Bei *II* 32, bei *III* 29 Staubblätter.

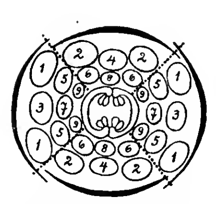


Fig. 1469. Blütendiagramm von Eschscholzia californica nach Murbeck (die Striche, welche die Staubblattgruppen trennen, sind in der Originalabbildung nicht vorhanden.)

Die Stellung dieser Staubblätter ist in der Fig. 1469 (nach Murbeck) dieselbe wie in der in der 1. Aufl. gegebenen Fig. 1468. Nur ihre Entstehungsfolge wird von Murbeck, nach dessen Schema in Fig. 1469 die Bezifferung eingetragen ist, anders angenommen, ein Punkt, der mir gegenüber der Gesamtsymmetrie der Blüten nicht von ausschlaggebender Bedeutung zu sein scheint, zumal die Verschiedenheit im zeitlichen Auftreten und in der Einfügungshöhe am Blütenboden verhältnismäßig gering ist. Es ist aber, wenn man von dem gewöhnlichen Schema der alternierenden Wirtel ausgehen will, eine naheliegende Annahme, daß ursprünglich vier Staubblattanlagen (die in Fig. 1468 und 1469 mit *1* bezeichneten) vor die Zwischenräume zwischen die vier Blumenkronenblättern fielen und daß diese Alternation durch das transversal stärkere Wachstum des Blütenvegetationspunktes geändert wurde. Das Androeceum setzt sich, den Raumverhältnissen am Blütenvegetationspunkt entsprechend, nun nicht mehr aus gleichzähligen, sondern aus ungleich-

zähligen Quirlen zusammen. Es handelt sich hier, im Unterschied von den vegetativen Sprossen ja nur um eine gleichmäßige Raumausnützung, irgendwelche späteren Beziehungen zum Lichte usw., wie sie für Laubblätter wichtig sind, kommen nicht in Betracht. Auch sind an der nicht in Knoten und Internodien gegliederten ganz kurz bleibenden Blütenachse die Höhenunterschiede nicht immer so auffallende, daß man danach die einzelnen „Wirtel" mit Sicherheit voneinander abgrenzen kann.

MURBECK[1]) gelangt zu einer Auffassung der Blüte, der ich mich nicht anschließen kann. Er führt die Staubblattgruppen auf eine Verzweigung von vier Staubblattanlagen zurück, wie sie bei den am einfachst gebauten Typen auftreten. Im Androeceum seien also nicht verschiedenzählige Quirle, sondern nur zweizählige vorhanden, die miteinander und den zwei Kronblattquirlen alternieren. Die meisten dieser Quirle entständen aber durch „tangentiale Doublierung" aus je zwei Paaren. Ein direkter Beweis dafür sei es, daß bei verschiedenen Arten die zu einem Paare gehörenden Staubblätter öfters in verschiedenem Grade miteinander vereint auftreten.

Nach dem weiterhin Anzuführenden kann von einem „Beweise" dafür keine Rede sein. Die Staubblätter können bei Minderung der betreffenden Sektoren des Blütenbodens paarweise zusammenrücken, wie wir es auch bei Cruciferen sehen werden — ein Vorgang, den CELAKOVSKY nicht sehr glücklich als „negatives Dedoublement" bezeichnet hat. Aber für die Annahme einer Verzweigung liegt kein stichhaltiger Grund vor. Daß die Gefäßbündelverteilung dafür nicht maßgebend ist, wurde p. 1559 ausgeführt. MURBECK'S Konstruktion ist eine rein formale Zahlenkonstruktion, welche in der Entwicklungsgeschichte keine Stütze findet.

Bei Hungerformen bleiben hier, wie bei Papaver, nur die erst angelegten Staubblätter über, eine Erscheinung, die auch — wie Verf. schon 1881 hervorhob und HIRMER besonders nachgewiesen hat — bei anderen polyandrischen Blüten, namentlich denen der Rosifloren hervortritt. Für Papaver hat WARMING 1902 interessante Angaben gemacht. MURBECK konnte bei Hungerkulturen von Papaver Rhoeas noch weitergehende Reduktion erzielen[2]).

Bei den mit den Papaveraceen verwandten Cruciferen ist die Verteilung der geförderten und der geminderten Sektoren in den Blüten eine andere als bei Eschscholtzia. Hier bezeichnen die seitlichen Kelchblätter die Stellen, an denen eine Minderung in der Ausbildung des Androeceums eintritt (Fig. 1470). Das spricht sich aus dadurch, daß hier je nur Ein Staubblatt steht und daß diese Staubblätter kürzer sind[3]) und bei Reduktion der Blüten früher schwinden als die zwei Staubblätter, die an den medianen Blumenblättern stehen.

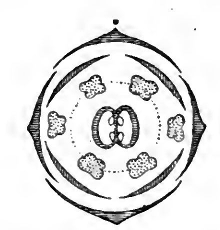


Fig. 1470. Diagramm einer Cruciferenblüte nach NOLL.

Bei den Cruciferen sind nur noch wenig polyandrische Formen vorhanden. Aber bei den mit ihnen verwandten Papaveraceen läßt sich, wie erwähnt wurde, leicht durch Hungerkultur die Zahl der Staubblätter so verringern,

---

[1]) Sv. MURBECK, Unters. über den Blütenbau der Papaveraceen. Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Handlingar 50, 1912.

[2]) Wenn MURBECK (a. a. O. p. 148) sagt: daß die Staubblattgruppen ursprünglich einfache Anlagen repräsentieren, gehe auch daraus hervor, daß bei Hungerkulturen die Glieder der Gruppen so reduziert werden, daß dabei Übereinstimmung mit dem „Grundtypus" einträte, so setzt er dabei voraus, was er beweisen will, nämlich daß die oligandrischen Blüten die primären seien.

[3]) Selbstverständlich spricht die Kürze des Filaments nicht für eine Minderung dann, wenn die Anthere größer ist als die der anderen Staubblätter.

wie sie bei normal oligandrischen Blütenformen derselben Verwandschaftsgruppe (so bei den den Papaverceen sehr nahe stehenden Fumariaceen) vorhanden ist.

Wir können also in der Jetztzeit deutlich verfolgen, wie aus einem polyandrischen Androeceum ein oligandrisches wird. Wenn wir annehmen, daß derselbe Vorgang auch in der phylogenetischen Entwicklung erfolgt sei, so ist das natürlich nur eine Vermutung. Die entgegengesetzte würde berechtigt sein, wenn sie auf Grund der Entwicklungsgeschichte Beweise für eine Vermehrung eines ursprünglich oligandrischen Androeceums vorlegen könnte. Das ist aber, wie wir sahen, nicht der Fall.

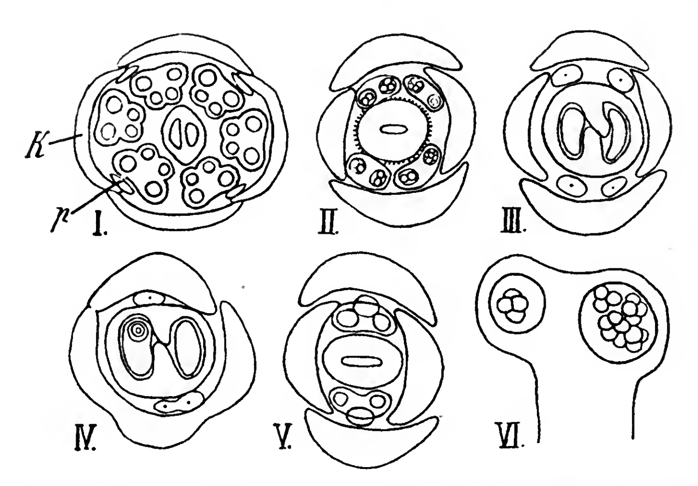


Fig. 1471. Cardamine chenopodifolia. *I* (zum Vergleich Querschnitt durch eine junge, vollständig ausgestattete Blüte von Sinapis arvensis), *K* Kelchblatt, *p* eines der noch kleinen Blumenblätter. *II* u. *III* Querschnitte durch unterirdische kleistogame Blüten von C. chenopodifolia. In *II* u. *III* seitliche Staubblätter und Blumenblätter verschwunden, nur die zwei Paare längerer Staubblätter ausgebildet, aber nur bisporangiat. In *IV* sieht man unten, wie zwei davon einander genähert und verschmolzen sind, oben nur eines vorhanden. *V* Nur noch 2 bisporangiate Staubblätter. *VI* Eine Anthere durchsichtig gemacht in Außenansicht. Links nur eine Mikrosporentetrade im Sporangium.

Auch der Vergleich mit anderen den Papaveraceen verwandten Familien führt zu demselben Ergebnis. So der mit den schon erwähnten Cruciferen. Daß deren oligandrisches Androeceum aus einem polyandrischen hervorgegangen sei, hat Verf.[1]) schon 1883 angenommen, Celakovsky kam später zu derselben Auffassung. Wir können für die Oligandrie in der „Rhoeadineen-Reihe“ (zu welcher Papaveraceen, Fumariaceen und Cruciferen gehören) auch biologische Beziehungen angeben. Die polyandrischen Rhoeadineen besitzen Pollenblüten, die oligandrischen weisen Nektarien auf (die wie später erwähnt werden soll ursprünglich den Staubblättern entsprangen). Es ist also leicht verständlich, daß die Zahl der Staubblätter ohne Schaden verringert werden konnte.

Aber auch die 6 Staubblätter einer Cruciferenblüte bezeichnen noch nicht die äußerste Stufe der Oligandrie, welche von ihr erreicht werden kann.

[1]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, 1883. (Schenk, Handbuch der Botanik, II. Bd. p. 300.)

Und zwar führt die Natur selbst den Versuch aus, der eine weitere Verringerung der Staubblattzahl ergibt.

Es erfolgt dies in den unterirdischen kleistogamen Blüten von Cardamine cenopodifolia [1]) (Fig. 1471). Die chasmogamen Blüten dieser Pflanze haben die gewöhnliche Staubblattzahl und Ausbildung, ebenso wie die in Fig. 1471 abgebildeten Blüten von Sinapis arvensis. In den unterirdischen kleistogamen Blüten verschwinden zunächst die beiden kürzeren Staubblätter (rechts und links in Fig. 1471, *I*) entsprechend der oben dargelegten Tatsache, daß sie auf den „geminderten" Flanken stehen. Die beiden Paare längerer erfahren auch eine Reduktion, indem sie nur halbe Antheren ausbilden (Fig. 1471, *II*). Dann rücken sie zusammen — es bleiben schließlich (Fig. 1471, *V*) nur zwei halbe Antheren übrig, in denen teilweise nur eine einzige Pollentetrade zur Ausbildung gelangt — eine weitergehende Reduktion ist nicht möglich (Fig. 1471, *VI*). Es wurde a. a. O. darauf hingewiesen, daß das auch bei (anscheinend) chasmogamen aber kümmerlich ernährten Blüten von Lepidium ruderale vorkommt, und daß bei Hungerkulturen die seitlichen (kürzeren) Staubblätter von Sinapis arvensis bis jetzt zwar nicht unterdrückt, aber sehr stark verkürzt werden können. Die Tatsache, daß bei den reduzierten Blüten von Cardamine cenopodifolia die medianen Staubblätter auf solche mit zwei halben Antheren reduziert werden können, ist von besonderem Interesse, weil die Ausbildung halber Antheren an den medianen Staubblättern bei den Fumariaceen normal eintritt, bei denen man diese halben Antheren (meiner Ansicht nach irrigerweise) meist als Auszweigungen der beiden seitlichen Staubblätter auffaßt. Sie sind ihnen nur stark genähert, aber selbständig und entsprechen denen der Cruciferen. So bestätigt auch diese Tatsache den Nachweis, daß die Blütenbildung innerhalb der natürlichen Verwandtschaftskreise eine viel einheitlichere ist, als es zunächst den Anschein hat und daß Gestaltungsverhältnisse, die bei den einen Pflanzen nur unter bestimmten Bedingungen auftreten, bei anderen „Organisationsmerkmale" darstellen.

Das Beispiel von Cardamine chenopodifolia ist ein besonders lehrreiches. Niemand wird bestreiten wollen, daß hier ein aus 6 Staubblättern bestehendes Androezeum auf ein aus zwei halben aufgebautes verringert wird, man sieht ja wie das Androeceum sozusagen allmählich abschmilzt. Ferner tritt deutlich hervor, daß, wenn zwei Staubblätter zusammenrücken und schließlich miteinander verschmelzen, wir das nicht als Beleg dafür auffassen dürfen, daß im normalen Entwicklungsgang eine „Spaltung" stattgefunden hat — gerade das Gegenteil ist richtig: bei „Meiomerie" werden die betreffenden Sektoren des Blütenvegetationspunktes so verringert, daß die zugehörigen Staubblattanlangen schließlich zu Einer verschmelzen bzw. durch Eine ersetzt werden. Und daß die „Meiomerie" durch Ernährungseinflüsse bestimmt ist, kann nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen über kleistogame Blüten nicht in Abrede gestellt werden.

So ist das Bild, welches die Rhoeadineen uns bieten, ein durchaus einheitliches. Wir sehen polyandrische Blüten, die zu oligandrischen experimentell gemacht werden können (durch Hungerkulturen). Das sind nur „Modifikationen" nicht erblicher Natur. Aber sie verlaufen in derselben Richtung, in der, wie uns die vergleichende Betrachtung annehmen läßt, auch die phylogenetische Entwicklung stattgefunden hat. Das ist natürlich nur ein Schluß. Aber er ist, wie mir scheint, sehr viel besser begründet, als

[1]) Goebel, Die kleistogamen Blüten . . . Biol. Zentralblatt XXIV (1904), p. 748

die immer wiederholte Annahme, die Polyandrie sei aus Oligandrie hervorgegangen. Ganz dieselben Erscheinungen treffen wir auch bei den

2. Rosaceen.

Eine junge Blütenknospe von Geum, Rosa usw. zeigt die gewöhnliche Form dieser Organe: einen breiten, gewölbten Vegetationspunkt, an dem die Kelchblätter in succedaner Reihenfolge auftreten. Dann aber, vor oder nach der Anlegung der fünf mit den Kelchblättern alternierenden Kronenblätter erhebt sich die peripherische Blütenachsenzone in Form eines Ringwalles oder Bechers, welcher den mittleren Teil der Blütenachse, auf dem die Fruchtblätter entstehen, umgibt. Auf der Innenwand dieses Bechers sprossen die Staubblattanlagen hervor, in nach unten absteigender Reihenfolge, da der Blütenachsenbecher interkalar wächst.

Die Zahl der Staubblattanlagen ist eine sehr variable, nicht nur bei den verschiedenen Gattungen und Arten, sondern auch bei ein und derselben Art, je nach der Größe der Staubblattanlagen und je nach den Wachstumsverhältnissen des Blütenbodens kurz vor ihrer Entstehung. Es steigt die Zahl der Staubblattanlagen, wenn entweder ihre Größe abnimmt oder die Blütenbodenzone, auf der sie entstehen, kurz vor ihrer Anlage an Größe zunimmt. Je nach dem früheren oder späteren Eintreffen eines der beiden genannten Fälle erhält man zunächst entweder fünf mit den Blumenblättern alternierende Staubblattanlagen, oder es treten sofort nach dem fünfzähligen Blumenblattkreise zehn Staubblätter auf.

Ersteres ist der Fall in der Gattung Agrimonia. Nach Anlegung der fünf Petala treten fünf auffallend große, mit ihnen alternierende Staubblattanlagen auf, welche den Raum zwischen den fünf Blumenblattanlagen ausfüllen. Während bei Agr. pilosa auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis ein zweiter, mit ihm alternierender folgt (der aber häufig unvollständig ausgebildet ist), nimmt bei anderen Arten derselben Gattung die Größe der Staubblattanlagen nach Anlegung des ersten Wirtels ab, und auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis folgt ein zweiter, zehnzähliger. Dessen Glieder schließen sich paarweise denen des ersten an. Wie a. a. O. näher nachgewiesen ist, läßt sich dies Verhalten nicht auf „Dédoublement" zurückführen. Es findet dabei ein Schwanken in der Zahl der Staubblätter statt: Agr. Eupatoria z. B. besitzt Blüten, welche zwanzig, und solche, die nur fünf Staubblätter besitzen, und in zahlreichen Fällen schwankt die Anzahl der Staubblätter zwischen diesen Extremen. Sie richtet sich nach Ernährungsverhältnissen. Die vollständig ausgestatteten Blüten sind die besser ernährten.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei anderen Rosaceen, nur tritt hier die Größenabnahme der Organe und dementsprechend die Vermehrung in der Anzahl der Staubblätter schon im ersten Staminalkreise ein. Wir sehen also auf die fünf Petala zehn Staubblätter folgen (Fig. 1472), die im allgemeinen so verteilt sind, daß zwischen je zweien beim Auftreten die gleiche Entfernung besteht. Diese Raumverhältnisse bleiben so bei einer Anzahl von Fällen, z. B. vielen Potentillen. Mit dem ersten zehnzähligen Staubblattkreis alterniert ein zweiter, in manchen Fällen noch ein dritter zehnzähliger. Anders bei Rubus, von welchem Rubus Idaeus als Beispiel erwähnt sein mag. Auch hier haben die ersten zehn Staubblätter bei ihrer Entstehung annähernd alle gleichen Abstand voneinander. Sehr früh aber wird diese Anordnung verändert, indem die vor den Kelchblättern gelegenen Zonen des Blütenbodens ein beträchtliches Wachstum erfahren, so daß der Abstand der Staubblätter hier beträchtlich gröser wird, als vor den Blumenblättern. Je nach der Ausgiebigkeit dieses Wachstums findet man selten eine, gewöhnlich zwei Staubblattanlagen vor den Kelchblättern auftreten. Auch diese können durch

weiteres Wachstum der Blütenzone wieder auseinandergerückt werden, und dann werden zwischen ihnen alsbald weitere Staubblätter eingeschaltet, gewöhnlich eines, je nach der Größe des Raumes und der Staubblattanlage auch zwei. Dabei ist, wie das Diagramm Fig. 1472, *2* zeigt, nicht einmal innerhalb ein und derselben Blüte die Gleichmäßigkeit gewahrt. Auch vor jedem Kronenblatt treten zwei Staubblätter (selten nur Eines) auf, meist gleichzeitig, oft aber auch eines früher und etwas höher als das andere, so daß zur Annahme eines Dédoublement hier nicht geschritten werden kann. Die weiteren Staubblattanlagen stellen sich dann in die Lücken der vorhandenen. Bei anderen Rosaceen (betreffs welcher ich auf die angeführte Abhandlung verweise) finden ähnliche Schwankungen in der Zahl der Staubblattanlagen statt. Von Interesse ist dabei, daß Stellungsverhältnisse, die bei der einen Form gelegentlich auftauchen, bei anderen nahezu konstant vorkommen. So finden wir z. B. bei Potentilla nepalensis gelegentlich zwei Staubblattanlagen statt einer vor einem Kronenblatt, ein Verhältnis, welches bei Rubus dann fast konstant sich findet.

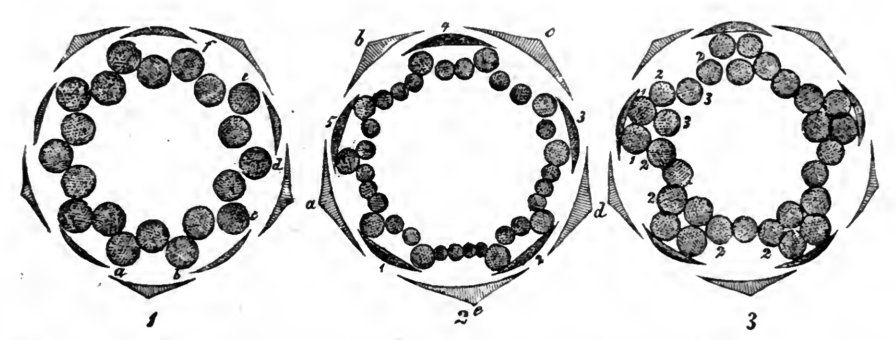


Fig. 1472. Diagramme für die Staubblattanordnung einiger Rosaceen. *1* Potentilla-Arten, *2* Rubus Idaeus (nur die äußeren Staubblätter gezeichnet), *3* Potentilla fruticosa.

Ganz ähnliche Stellungsverhältnisse wie die Staubblätter der Rosaceenblüten zeigen übrigens auch andere Organanlagen: so die Stacheln, welche auf der Außenseite der Agrimonia-Receptacula stehen, die Pappuskörper mancher Compositen u. a.

Wenn wir die Gesamtsymmetrie derartiger Blüten, z. B. der von Potentilla fruticosa (Fig. 1472, *3*) betrachten, so tritt deutlich hervor, daß fünf Abschnitte (Sektoren der Blüte) in der Staubblattbildung bevorzugt sind. Es sind dies die vor den Blumenblättern gelegenen. Hier finden wir Staubblattgruppen von je fünf Gliedern. Vor den Kelchblättern steht nur Ein Staubblatt.

Die Bevorzugung der Kronenblattsektoren spricht sich öfters von Anfang an darin aus, daß der Zwischenraum zwischen den Staubblättern, die im Anschluß an ein Kronenblatt auftreten, kleiner ist, als der Raum vor einem Kelchblatt.

3. Diese sektoriale Bevorzugung tritt bei solchen Blüten besonders deutlich hervor, bei denen der Blütenvegetationspunkt vor Auftreten der Staubblattanlagen besondere Hervorwölbungen, sog. „Primordien“ bildet, auf denen die Staubblätter auftreten. Diese Primordien betrachtete zuerst Hofmeister und dann Payer [1]) u. a. als Anlagen je eines Staubblattes,

[1]) Welchem Hofmeister, wie ich von ihm weiß, seine Auffassung mündlich mitgeteilt hatte.

auf dem als Auszweigungen dann zahlreiche Staubblätter auftreten. Es würden dann also wenige (meist fünf) aber reichverzweigte Staubblätter vorhanden sein. Diese Auffassung ist wohl eine Nachwirkung der alten Annahme, daß oligandrische Blüten die ursprünglichen seien.

Demgegenüber hat Verf. den Standpunkt vertreten, daß die Primordien nichts anderes seien, als bevorzugte Sektoren des Blütenvegetationspunktes. Es handelt sich also bei Hypericaceen, Cistaceen, Tiliaceen[1]) nicht um Blüten mit oligandrischem, aber durch „Spaltung" scheinbar polyandrisch gewordenem Androeceum, sondern um wirklich polyandrische Androeceen, bei denen nur fünf Sektoren der Blütenachse von Anfang an gefördert sind, und als „Primordien" hervortreten. Man hat die gegenteilige Annahme auch dadurch zu stützen versucht, daß die Staubblattgruppen zuweilen tatsächlich miteinander zu „Phalangen" vereinigt sind, die man für verzweigte einzelne Blattanlagen hielt. Dieser Grund ist aber hinfällig, denn ein Auswachsen der Insertionszone von Staubblättern, welches aussieht wie eine totale oder partielle Verwachsung, tritt im Androeceum auf, auch wo es sich sicher **nicht** um eine Verzweigung handeln kann[2]).

Als Einzelbeispiel sei folgendes erörtert:

In den Blüten von Hypericum aegyptiacum sind die Staubblätter in Bündel (Phalangen) angeordnet, deren eines in Fig. 1473 abgebildet ist. Eine Anzahl von vollständigen Staubblättern entspringt hier einem flachen gemeinsamen Träger und zwar auf der Außenseite und am Rande. Dieses Gebilde hat man aus folgenden Gründen für **ein** verzweigtes Blatt erklärt: 1. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß jedes Bündel aus einem besonders abgegrenzten Teil der Blütenachse entsteht, auf welchem die Staubblattanlagen sich bilden. 2. Dies geschieht in absteigender Reihenfolge, eine Anordnung, welche in der „vergleichenden" Morphologie zwar für die **Teile** eines Blattes, nicht aber für die Anlegung von Blättern an einem Sproß erlaubt wird. Demgegenüber habe ich früher hervorgehoben, daß die Vergleichung der verschiedenen Blütenformen und ihrer Entwicklung eine andere Auffassung nahelege, nämlich die Ableitung von einer Blüte, welche zahlreiche Staubblätter gleichmäßig an der Blütenachse verteilt in absteigender Reihenfolge bildet. Solche Formen finden sich unter den Hypericaceen. Bei Brathys prolifica (Hirmer, a. a. O.) ist der Vorgang der, daß die Blütenachse keine getrennten Primordien bildet. Die Staubblätter treten gleichmäßig auf der Blütenachse auf.

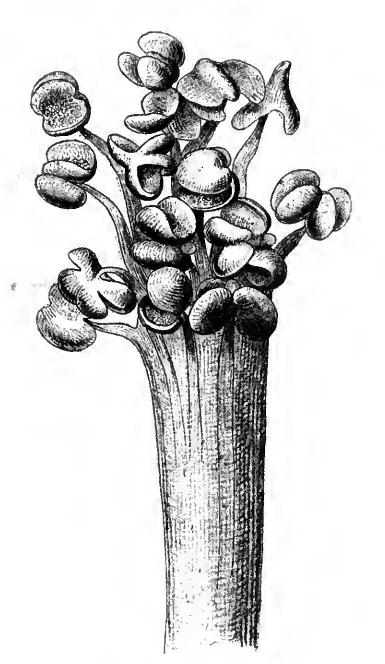


Fig. 1473. Staubblattphalange von Hypericum aegyptiacum L. (= H. heterostylum Parl.). 20fach vergr.

Ähnliches gilt z. B. für die Loasaceen. Demgemäß können wir jene „Primordien" auch anders, d. h. nicht als Staubblattanlagen betrachten, die dann auf ihrem Rücken Auszweigungen, die zu Teilstaubblättern werden, pro-

[1]) Vgl. darüber namentlich Hirmer a. a. O.
[2]) Vgl. z. B. den lehrreichen Fall von Couroupita bei Hirmer a. a. O.

duzieren, sondern bezeichnen sie nur als Stellen der Blütenachse, auf welche die Staubblattbildung bei manchen Hypericaceen u. a. beschränkt ist, und zwar bei Formen, die wir solchen wie Brathys gegenüber als verarmte bezeichnen können, da bei Brathys die ganze Blütenachse noch mit Staubblättern bedeckt ist. Bei den Hypericumarten, bei welchen fünf solcher „Primordien" vorhanden sind, zeigt sich diese Entstehungsweise bei der fertigen Blüte meist nur darin, daß die Staubblätter in fünf Gruppen zusammenstehen, bei Hyp. aegyptiacum wachsen die Primordien zu langen Trägern aus (Fig. 1473).

Wenn wir also in diesen Blüten die Annahme, es trete eine Verzweigung der Staubblattanlagen ein, nicht aufrecht erhalten können, so liegt doch kein Grund vor, die Vermehrung der Staubblattzahl durch „Spaltung" oder Verzweigung ganz und gar in Abrede zu stellen.

§ 6. Verzweigung und Verdoppelung an Staubblattanlagen.

Daß eine Spaltung von Staubblattanlagen vorkommt, zeigen uns schon eine Anzahl „gefüllter" Blüten. Spalten, bzw. verzweigen können sich hier sowohl die Blumenblatt- als die Staubblattanlagen. Ersteres ist der Fall bei einigen Oenothereen (Fuchsia, Clarkia pulchella, letzteres bei Petunia.

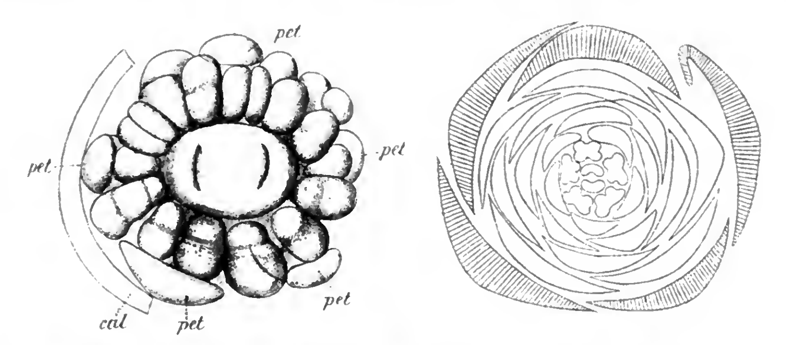


Fig. 1474. Links Knospe einer gefüllten Blüte von Dianthus Caryophyllus. *pet* die Blumenblätter. Die 10 Staubblattanlagen furchen sich und erzeugen so eine viel größere Anzahl meist petaloid sich entwickelnder Organe. Rechts Querschnitt durch die Knospe einer gefüllten Blüte von Nerium Oleander: zwischen Kelch und Androeceum befinden sich statt eines fünfblättrigen Corollenkreises deren vier.

Primula sinensis, sowie sämtlichen untersuchten Caryophylleen, auch bei Cruciferen.) Es ist bekannt, welche große Menge von Blumenblättern bei „gut" gefüllten Gartennelken sich finden (bei einer nicht sehr stark gefüllten Blüte zählte ich 48). Diese alle sind mit Ausnahme der fünf normal vorhandenen Petala aus Spaltung der zehn Staubblattanlagen hervorgegangen. Diese Spaltung erfolgt nach verschiedenen Richtungen hin und je nach der Stärke der Füllung in stärkerem oder schwächerem Grade. Bei schwach gefüllten Blüten von Dianthus barbatus z. B. findet keine Spaltung statt: die äußeren Staubblätter wandeln sich in Petala um, die anderen sind Mittelstufen zwischen Staub- und Blumenblatt. Bei stärker gefüllten Blüten dagegen tritt die erwähnte Spaltung ein (Fig. 1474).

Eine solche Vermehrung der Staubblattzahl durch Spaltung kommt auch bei der normalen Entwicklung mancher Blüten vor — aber sie ist

[1]) Vgl. GOEBEL, Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsh. Jahrb., XVII, p. 207 ff.

offenbar recht selten, während man sie früher aus den oben dargelegten Gründen für eine häufige hielt.

Ein bekanntes Beispiel bieten die männlichen Blüten von Ricinus, in denen die Staubblätter sich eigenartig verzweigen.

Wenn eine Staubblattanlage sich in zwei Teilstücke spaltet, deren jedes zu einem Staubblatt wird, spricht man von einer Verdoppelung („dédoublement"). In den Blüten von Adoxa z. B. sind (in den fünfzähligen Seitenblüten) scheinbar zehn Staubblätter vorhanden, welche paarweise mit den Kronenblättern alternieren, allein nur einfächerige (im reifen Zustand) Antheren besitzen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß hier in der Tat eine Spaltung ursprünglich einfacher Staubblattanlagen vorliegt (Payer, Taf. 86); jede Hälfte entwickelt sich zu einem halben, nur eine Theca besitzenden Staubblatt. Und Ähnliches wissen wir noch von einer Anzahl anderer Fälle, z. B. den Malvaceen, wo jedes einzelne Staubblatt sich ebenfalls in zwei, einfächerige Antheren bildende Hälften spaltet, anderer Beispiele nicht zu gedenken.

Aber man hat diese Verdoppelung vielfach auch da angenommen, wo zwei Staubblattanlagen an Stellen sich finden, an denen man nur eine zu finden erwartete. Als Beispiel dafür wurden oben schon die Cruciferen angeführt.

Ein besonders lehrreiches sei noch besprochen. Lehrreich ist es deshalb, weil es zeigt, wie man zu unrichtigen Auffassungen gelangt, wenn man nicht die Gesamtsymmetrie der Blüten berücksichtigt. Es sind das die Blüten der Polygonaceen, bei denen man allgemein eine Verdoppelung bestimmter Staubblattanlagen annahm [1]).

Wenn wir z. B. eine Rheumblüte ansehen, so finden wir sie mit 2×3 Blütenhüllblättern und meist 9 Staubblättern ausgerüstet. Nichts scheint einfacher, als anzunehmen, daß eigentlich 6 Staubblätter vorhanden seien, von denen drei verdoppelt sind. Payer glaubte das sogar entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen zu haben. Wir würden dann eine durchwegs dreizählige Blüte erhalten. Allein genauere Betrachtung führt zu einem anderen Ergebnis.

Die bisherige Deutung der Polygonaceenblüte [2]) hat freilich das von Rheum abstrahierte Schema auch auf die fünfzähligen Polygonaceenblüten übertragen. Bei ihnen finden wir meist fünf Perigonblätter, acht Staubblätter und drei Fruchtblätter (die E i n e n Samen einschließen, Fig. 1475). Die vor den Perigonblättern 1 und 2 stehenden Staubblätter sollen verdoppelt sein [3]), dann erhalten wir zwei, ursprünglich dreizählige Staubblattkreise. Das war aber eine künstliche und irrige Deutung. Die Entwicklungsgeschichte wie der Vergleich zeigen vielmehr, daß eine Verdoppelung von Staubblättern n i c h t stattfindet, und daß die ursprüngliche Blütenform nicht aus dreizähligen Quirlen aufgebaut, sondern fünfzählig (und asymmetrisch) ist.

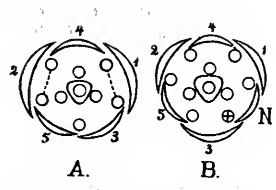


Fig. 1475. Diagramm einer 5zähligen Polygonaceenblüte mit 8 Staubblättern und einer 3zählgigen mit 9.

Es sind zwei Staubblattkreise vorhanden: der äußere ist fünfzählig und alterniert mit den Blättern der Blütenhülle, der innere dagegen ist

[1]) Vgl. Eichler, Blütendiagramme II und R. Bauer, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten. Flora 115 (1922, p. 272).

[2]) Vgl. z. B. Eichler, Blütendiagramme II, p. 72.

[3]) Sie sind in Fig. 1475 deshalb durch Striche miteinander verbunden, was aber nur die alte, unzutreffende Deutung darstellt.

unvollständig. Er besteht nur aus drei Blättern. Für diese Änderung läßt sich eine Beziehung angeben: sie steht damit im Zusammenhang, daß nur drei Fruchtblätter vorhanden sind. Wir stoßen damit auf eine Erscheinung, der wir auch sonst begegnen werden, der, daß die Zahl der Fruchtblätter in bestimmter Beziehung steht zu der der ihr benachbarten Staubblätter. Diese Beeinflussung ist stärker, als die durch die weiter nach unten liegenden Teile der Blüte ausgeübte. Wenn die Blüte zu einer mit sechszähliger Blütenhülle ausgestatteten wird, wird am Blütenvegetationspunkt ein Abschnitt (Sektor) eingeschaltet und zwar zwischen Hüllblatt 3 und 1. Dieser Sektor bildet ein weiteres Blütenhüllblatt (*N*) und ein mit + bezeichnetes Staubblatt. Die vorher asymmetrische Blüte ist jetzt radiär geworden. Die äußeren (ganz unabhängig voneinander entstandenen) Staubblätter ordnen sich entsprechend der Gesamtsymmetrie der Blüte in Paaren an und erwecken so den Anschein, als ob sie durch Verdoppelung entstanden seien. Dieser Übergang von der Fünf- in die Sechszahl findet sich als gelegentliche Abweichung auch bei Polygonaceen mit sonst fünfzähligen Blüten. Er ist bei Rheum u. a. konstant geworden. Daneben findet sich auch der Vorgang einer Sektorenminderung, durch welchen z. B. zweizählige Blüten entstehen können. Indes muß bezüglich der Einzelheiten auf Bauer's Abhandlung verwiesen werden. Hier kommt es nur darauf an, kurz zu zeigen, daß man nicht durch schematische Anwendung des Begriffes „dedoublement" und durch Vergleichung mit entfernt stehenden Pflanzenformen (hier mit den Monokotylen), sondern durch vergleichende Verfolgung der Änderungen der Gesamtsymmetrie der Blüten den Zusammenhang der Blütenformen innerhalb einer Gruppe erkennen kann. Die sektoriale Mehrung und Minderung hat dafür eine so große Bedeutung, daß wir sie noch eingehender erörtern müssen. Wir werden dabei sehen, daß die für die Polygonaceen angeführten Vorgänge sich keineswegs auf diese beschränken, sondern weit verbreitet sind.

§ 7. Zahlenveränderungen in der Blüte durch „Pleiomerie" und „Meiomerie".

Bei Besprechung der Hypothese der Staubblattverzweigung wurde darauf hingewiesen, daß auch in radiären Blüten nicht alle Abschnitte des Blütenvegetationspunktes sich gleich verhalten. Es ergeben sich vielmehr geförderte und geminderte Teile (Sektoren) des Blütenvegetationspunktes, und darauf wurde 1882[1]) das Auftreten von „Staubblattprimordien" zurückgeführt.

Besonders verdanken wir Murbeck[2]) eingehende Untersuchungen über die Zahlenänderungen in den Blüten, welche entweder eine Mehrung (Pleiomerie) oder eine Minderung (Meiomerie) bedingen können. Die Vorstellung freilich, welche Murbeck sich von dem Zustandekommen dieser sektorialen Änderungen gemacht hat, halte ich für nicht haltbar. Die Veränderungen der Sektoren beruhen auf einer Veränderung der Blütenachse, nicht auf dem verschiedenen Verhalten der an ihr stehenden Blattorgane. Um das nachzuweisen, sei zunächst erinnert an das p. 334 angeführte Vorkommen von „Doppelblättern" in der vegetativen Region, wie man sie namentlich bei Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung beim Übergang

[1]) Goebel, Über die Anordnung der Staubblätter in einigen Blüthen. Botan. Zeitung 1882.

[2]) Sv. Murbeck, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. Lunds universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 11, Nro. 3, Lund 1914.

von zweizähligen zu dreizähligen Quirlen antrifft. Die Doppelblätter entsprechen dann zwei Blättern in den darauffolgenden dreizähligen Quirlen. Der in dem 1. Teil d. B. begründeten Anschauung nach beruht jede Änderung in der Blattstellung auf einer Änderung in der Beschaffenheit des Vegetationspunktes (p. 196). Ein Vegetationspunkt einer Pflanze mit dreizähligen Wirteln ist kräftiger, d. h. reicher mit Baumaterial ausgestattet, als der derselben Art mit zweizähligen Wirteln (p. 197), eine Annahme, womit auch die Tatsache stimmt, daß die Vermehrung der Quirlblätter namentlich an gut ernährten, üppig wachsenden Pflanzen auftritt. Wir können auch sagen, bei Pflanzen, welche von der Zwei- zur Dreizahl übergehen, werde am Vegetationspunkt ein Sektor eingeschaltet. Tritt dies ein, zu der Zeit, in der schon junge Blattanlagen vorhanden sind, und fällt die (nicht sofort in vollem Maße eintretende) Sektoreneinschaltung bzw. Umfangsvergrößerung auf eine der beiden Blattanlagen, so wird — je nach dem Zeitpunkt — diese als mehr oder minder tief geteiltes Doppelblatt sich ausbilden. „Die ‚zweispaltigen' Blätter erscheinen als ein nicht vollständig geglückter Versuch statt Eines Blattes deren zwei zu bilden" (p. 334). Wir legen also auf die bei diesem Vorgang eintretende „Teilung" der Blattanlage gar kein Gewicht. Denn ein solches Doppelblatt kann umgekehrt auch beim Übergang von einem dreizähligen Blattwirtel in einen zweizähligen auftreten. Dann aber liegt natürlich nicht eine Teilung, sondern ein Zusammenrücken zweier Blattanlagen auf. Es tritt am Vegetationspunkt die Minderung eines Sektors und im Zusammenhang damit ein Zusammenrücken von Blattanlagen ein. Aber das eine wie das andere findet nur an den Übergangsstellen statt. Wenn die Änderung des Vegetationspunktes einmal vollzogen ist[1]), treten an ihm die Blattanlagen — entsprechend der Regel der Äquidistanz (p. 197) durchaus selbständig auf!

Ganz ähnliche Erscheinungen treffen wir auch bei den kantigen Kakteen. Man kann leicht feststellen, daß auch hier sowohl eine „Pleiomerie" als auch eine „Meiomerie" eintreten kann — durch letzteren Vorgang sind z. B. aus den mehrkantigen Cereussprossen die Flachsprosse von Phyllocactus hervorgegangen[2]). Auch hier ist es der Vegetationspunkt, dessen (durch die Außenwelt beeinflußte) Veränderungen sowohl „Pleiomerie" als „Meiomerie" veranlassen, die Änderung in der Zahl und Anordnung der Blattanlagen wird erst dadurch bedingt.

Nach diesen Vorbemerkungen sei aus Murbeck's Darlegungen folgendes hervorgehoben.

Er geht aus von Comarum palustre, einer polyandrischen Rosacee mit kleinen Blumenblättern (Fig. 1476) und wohl entwickelten — mit stipularem Außenkelch versehenen — Kelchblättern. Das häufigste Diagramm ist das in Fig. 1476, *I* abgebildete: vor jedem Blumenblatt ist eine Gruppe von drei Staubblättern, vor jedem Kelchblatt je eines. Diese Zahlenverhältnisse können sich aber ändern durch sektoriale „Pleiomerie" oder „Meiomerie". Diese kann einen episepalen oder einen epipetalen Sektor, seltener einen dazwischen gelegenen betreffen. Als Beispiel — das an das oben für die Polygonaceen erörterte Verhalten erinnert — sei die Entstehung einer sechszähligen Blüte gewählt durch Förderung eines episepalen Sektors (in den Abbildungen nach oben gekehrt). Sie beginnt mit der „Spaltung" der episepalen Staub-

---

[1]) Es kann auch ein Schwanken zwischen der Bildung von einfachen und Doppelblättern auftreten, aber der im Text erwähnte Fall ist nicht nur der häufigere, sondern auch für uns wichtigere.

[2]) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen I. Marburg 1889.

Staubblätter (Fig. 1476, 2), ein Vorgang, der sich wiederholt und dann auch auf das Kelchblatt übergreift. Schließlich entsteht auch ein sechstes Kronenblatt und die ganze Blüte ist damit aus einer fünfzähligen zu einer sechszähligen geworden. Wenn aber MURBECK den Vorgang so auffaßt, daß er meint, „die bei Entwicklung der Pleiomerie erforderlichen neuen Organe scheinen sich nie aus neuentstandenen selbständigen Anlagen zu entwickeln, sondern stets das Resultat von Spaltungen zu sein", so setzt er dabei voraus, daß die von ihm beobachteten Übergangsformen auch bei dem Endstadium der Pleiomerie (Fig. 1476, *V*), d. h. in der sechszähligen Blüte bei der Einzelentwicklung durchlaufen werde. Diese Annahme beruht aber nicht auf einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Sie ist offenbar unhaltbar, die Übergangsstufen sind unvollständig gebliebene Versuche zur Pleiomerie, werden aber nicht wieder von den vollständig pleiomer gewordenen Blüten durchlaufen — ebensowenig wie ein dreizähliger Wirtel einer (sonst

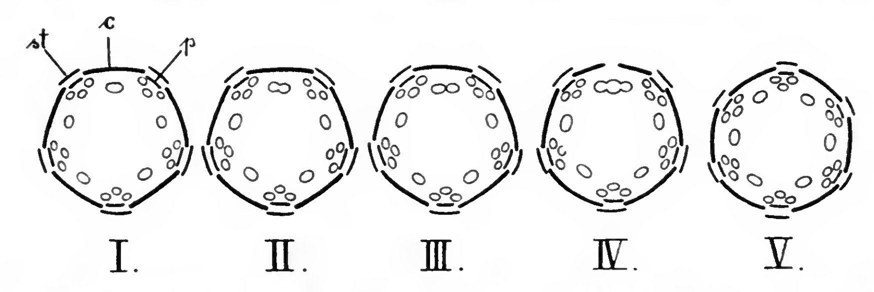


Fig. 1476. Blütendiagramme von Comarum palustre (nach MURBECK). Übergang von fünfzähligen Blüten (*I*) in sechszählige (*V*), *st* stipulärer Außenkelch, *c* Kelchblatt, *p* Blumenblatt.

zweizähligen) Weigelia oder Lonicera stets durch Spaltung eines der Blätter eines zweizähligen Wirtels entsteht (was beim Übergang eintreten kann), vielmehr zeigen die Übergangsstufen nur, daß die sektoriale Zunahme des Blütenvegatationspunktes zunächst — wie zu erwarten ist — im inneren (jüngeren) Teile der Blüte, wo normal Ein Staubblatt sich befindet, einsetzt. Bei anderen Blüten tritt sie früher ein und erstreckt sich dann, wenn der Kelch schon angelegt war, auf diesen. War das betreffende Kelchblatt noch nicht angelegt, so treten an seiner Stelle zwei auf und wenn diese gemäß der Regel der Äquidistanz sich mit den anderen vier in einen sechszähligen Wirtel anordnen, tritt vor ihnen auch ein Blumenblatt auf.

Daß in der Tat die „Spaltung" etwas sozusagen Unwesentliches bei dem ganzen Vorgang ist, geht — ganz ebenso wie bei den oben besprochenen Fällen von „Pleiomerie" und „Meiomerie" bei vegetativen Organen — auch daraus hervor, daß ganz ähnliche Erscheinungen wie die als Spaltung gedeuteten auch bei der „Meiomerie" durch Zusammenrücken von Staubblättern auftreten. Es entstehen dann aus den fünfzähligen Blüten vierzählige. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser Vorgang auch bei den Rosifloren, die wie z. B. Potentilla Tormentilla normal vierzählige Blüten haben, eingetreten ist, nur daß hier die Meiomerie eine — für gewöhnlich stabil gewordene ist. Wie sie bei Ruta, bei welcher fünf- und vierzählige Blüten auftreten, zustande gekommen ist, ist im Ergänzungsband [1]) erläutert.

Besonders eigentümlich tritt die Meiomerie auch bei einigen Pflanzen mit einfacher Blütenhülle auf, so bei Betulaceen, Chenopodiaceen und Urticifloren. Die

[1]) Ergänzungsband (GOEBEL. Die Entfaltungsbewegungen) p. 312.

ersteren haben gewöhnlich vierzählige männliche Blüten. Den 4 Perigonblättern stehen 4 Staubblätter gegenüber. Es kommen aber auch fünf- und sechszählige Blüten vor — offenbar durch Einschaltung eines oder zweier Sektoren. Bei den Urticifloren (bei denen die Staubblätter ebenfalls den Perigonblättern opponiert sind), kommen fünfzählige, vierzählige, dreizählige und zweizählige männliche Blüten vor. Überall aber wird die Opposition von Perigon- und Staubblättern gewahrt, d. h. deren „Paarung"[1]) (p. 198). MURBECK (a. a. O.) hat versucht, das gewöhnliche Schema der Alternation dadurch zu retten, daß er von einer vierzähligen Blüte ausging (EICHLER folgend) und diese auf je zweizählige alternierende Perigon- und Staubblattkreise zurückführte. Aber damit wird die Tatsache nicht beseitigt, daß bei den anderszähligen Blüten das Alternationsschema nicht anwendbar ist. Die „Theorie der Paarung", welche MURBECK damit zu beseitigen glaubt, bliebe vielmehr bestehen, wenn sie eine Theorie wäre. Sie ist aber nichts als der Ausdruck einer Tatsache: der, daß zwischen einem Staubblatt und dem vor ihm stehenden Blatt der Blütenhülle ein Zusammenhang eintritt, der bei verschiedenen Zahlenverhältnissen gewahrt bleibt.

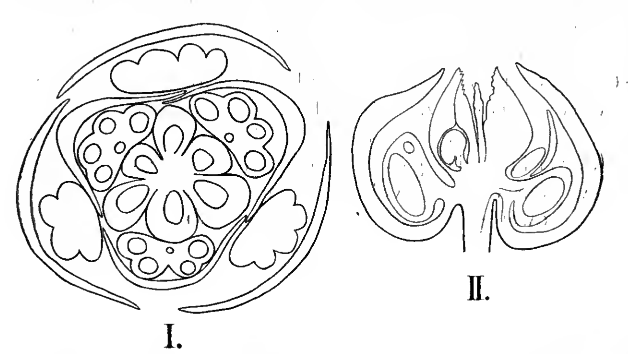


Fig. 1477. Triglochin maritimum. *I* Blütenquerschnitt. Man sieht, daß die drei äußeren Staubblätter tiefer an der Blütenachse stehen, als die drei inneren Perigonblätter. *II* Längsschnitt durch die Blüte.

Man kann bei den in Fig. 184 abgebildeten Alnusblüten die fünfzähligen als die ursprünglichen betrachten und aus ihnen durch Meiomerie (Sektorenausfall) die vierzähligen und dreizähligen, durch Pleiomerie (Einschaltung eines Sektors) die sechszähligen ableiten. Aber die „Paarung" bleibt, wie leicht ersichtlich, auch dann erhalten, während, wie wir sahen, bei einer Polygonumblüte sich die Pleiomerie anders äußert.

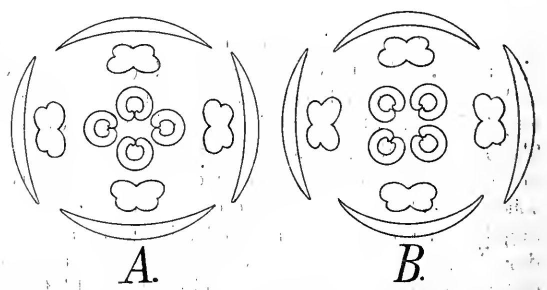


Fig. 1478. Diagramme zweizähliger Blüten von Triglochin maritimum. Die Fruchtblattanordnung von *B* stimmt mit der von Potamogeton überein.

Bei manchen Blüten mit gepaarten Staub- und Perigonblättern hat der Zusammenhang zwischen beiden dazu geführt, daß man die vor den Staubblättern stehenden Blütenhüllblätter als deren Auswüchse — nicht als selbständige Blattbildungen betrachte. Gewiß mit Unrecht. Als Beispiel seien zwei Monokotylen angeführt, die das besonders deutlich zeigen.

Triglochin maritimum hat meist die übliche Zahl der Monokotylenblüten

[1]) GOEBEL, Über gepaarte Blattanlagen, Flora 103 (1911), p. 248—262.

— zweimal drei Blütenhüllblätter, zweimal drei Staubblätter, drei Fruchtblätter. Aber zwischen den einander gegenüberstehenden Staub- und Perigonblättern ist ein Zusammenhang eingetreten, der sich nicht nur in der Stellung (Fig. 1477, *I*), sondern auch darin ausspricht, daß sie miteinander abfallen.

Gelegentlich sind die Triglochinblüten auch mit zweizähligen Quirlen versehen[1]) (Fig. 1478, *A* und *B*) und gleichen dann (in Fig. 1478, *B*) den Blüten von Potamogeton, denen man die Blütenhülle hat absprechen wollen — es sollen nur Konnektivschuppen an ihrer Stelle vorhanden sein. Das kann man, wenn man die verwandten Formen berüchsichtigt, nicht gelten lassen. Es liegt vielmehr nur 1. eine Paarung von Perigonblättern und Staubblättern, 2. eine Meiomerie — zweizählige statt dreizählige Blüten — und 3. eine — freilich noch wenig ausgesprochene — Reduktion der Perigonblätter vor. Diese sinken aber bei der verwandten Ruppia tatsächlich auf die Gestalt kleiner Schüppchen herab, während bei der Loranthacee Viscum die Staubblätter bis zur Unkenntlichkeit mit den ihnen gepaarten Blütenhüllblättern verschmelzen. Wir können also deutlich verfolgen, wie diese Reduktionsreihen zustandegekommen sind — es handelt sich um Vorgänge, die in verschiedenen Verwandtschaftskreisen gleichartig auftraten.

Im Vorstehenden wurden Änderungen der Zahl im Androeceum besprochen, die vielfach mit einer Änderung der Zahl der Blütenhüllblätter verknüpft sind.

§ 8. Meiomerie und Orientierung des Gynaeceums.

1. Verminderung der Fruchtblattzahl. Daß auch im Gynaeceum Zahlenveringerungen vorkommen, läßt sich bei manchen Pflanzen leicht schon durch Vergleich der aufeinander folgenden Blüten einer und derselben Pflanze feststellen.

Bei Nigella damascena z. B. sind bei kräftig ernährten Pflanzen in den Blüten normal 5 Fruchtblätter vorhanden. Bei später gebildeten Blüten fand ich teils vier, teils drei. Letztere Zahl ist die normale bei der verwandten Gattung Aconitum. Es ist von Interesse, auf solche Fälle aufmerksam zu machen, weil sie uns zu der Vermutung berechtigen, daß, was bei der einen Pflanze direkt durch äußere Bedingungen veranlaßt wird, bei einer verwandten (eigentlich nach demselben „Typus" gebauten) durch die innere Ökonomie von vornherein bestimmt wird. Derartige Fälle bieten die Handhabe, um in die Kenntnis der Faktoren, welche die Zahlenverhältnisse in den Blüten bedingen, weiter durch experimentelle Forschung einzudringen.

Es ist möglich, daß man die Zahl der Fruchtblätter durch Hungerkultur auch auf 2 (wie sie normal bei Garidella Nigellastrum vorkommen) oder eines verringern kann (wie es bei Delph. Consolida vorhanden ist, vgl. p. 1570).

Dafür sprechen wenigstens Erfahrungen bei anderen Pflanzen.

Bei einer 1906 gemachten Dichtsaat von Papaver somniferum[2]) auf schlechtem Boden ergab sich folgendes: die Zahl der Staubblätter war ungemein vermindert, oft auf 7, 6, 5, einmal waren (außer sonst verkümmerten) nur zwei vollständig ausgebildet.

Weniger stark beeinflußbar war die Zahl der Fruchtblätter, was damit

---

[1]) Durch Ausfall eines Sektors mit je einem inneren und äußeren Perigon- und dem zu diesem gehörigen Staubblatt und Anordnung der vier übrigen gepaarten nach der Äquidistanz.

[2]) Ähnliche Erfahrungen haben auch WARMING, MURBECK u. a. gemacht.

zusammenhängen mag, daß sie von vornherein in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als die Staubblätter. Während in normalen Blüten bis 10 Fruchtblätter vorkamen, waren es in den Hungerkulturen selten weniger als 5 (nur einmal 4). Die Zahl der Samenanlagen war auch erheblich zurückgegangen. Die Plazenten waren bei der mit 4 Fruchtblättern versehenen Blüte nicht mehr als messerklingenförmig nach innen vorspringende Gebilde, sondern nur als stumpfe Höcker entwickelt.

Die verschiedenen Reduktionserscheinungen im Gynaeceum werden indes bei dessen Schilderung besprochen werden.

Hier sei nur eine Gesetzmäßigkeit hervorgehoben, welche für den Aufbau vieler cyklischen Blüten von Bedeutung ist. Es ist folgende:

1. Wenn die Zahl der Fruchtblätter geringer ist, als die in den übrigen Blattwirteln der Blüte, so stellen sich die Fruchtblätter (ohne Rücksicht auf die Wirtelzahlen) nach dem Gesetz der Äquidistanz so, daß sie den Raum des Blütenvegetationspunktes gleichmäßig unter sich teilen[1]).

2. Wenn nur zwei Fruchtblätter vorhanden sind, fallen diese in dorsiventralen Blüten immer in die Symmetrieebene, das ist der Fall auch in kryptodorsiventralen Blüten[2]), selbst wenn mehr als zwei Fruchtblätter vorhanden sind und in schräg dorsiventralen wie denen der Solaneen[3]).

Die unter 1 hervorgehobene Tatsache ist namentlich auch deshalb von Bedeutung, weil das meiomere Gynaeceum nun seinerseits oft einen deutlich wahrnehmbaren Einfluß auf die Zahlenverhältnisse des Androeceums aufweist. Das wurde in der 1. Auflage am Beispiel von Cucurbita gezeigt, deren dreizähliges Gynaeceum eine dreizählige Gruppierung der Androeceums (das fünf halbe Staubblätter aufweist) bedingt. Im Ergänzungsbande ist diese, für die Auffassung mancher Blüten wichtige Tatsache näher ausgeführt für Tropaeolum, Cucurbita und Hypericum, oben (p. 1580) für Polygonum. Überall fanden wir ein übereinstimmendes Verhalten, bedingt durch zwei jetzt erkennbare Faktoren: 1. Äquidistanz der Fruchtblätter des meiomeren Gynaeceums, 2. Rückwirkung auf andere Teile der Blüte, speziell auf das angrenzende Androeceum[4]).

§ 9. Rückbildungen und Verkümmerungen im Gesamtaufbau der Blüten.

Früher (p. 351) wurde hervorgehoben, daß die Reihen, in welche wir die Gestaltungsverhältnisse anordnen können, fast alle Rückbildungsreihen seien.

Das gilt auch für die Blüten. Es wurde für diese das Vorkommen von Verkümmerungen sowohl was die Organverteilung als was die Zahlenverhältnisse anbetrifft, wiederholt erwähnt. Bei der weiten Verbreitung und der großen Bedeutung dieses Vorgangs soll er hier aber auch besprochen werden.

Die Rückbildung läßt sich teils noch im Verlauf der Einzelentwicklung, teils durch den Vergleich erweisen.

---

[1]) Gewöhnlich so, daß die Medianebene der Blüte das Gynaeceum in zwei gleiche Hälften teilt.

[2]) Vgl. Ergänzungsband p. 311 Fig. 183.

[3]) Schwendener's Vermutung, daß die Schiefstellung des Gynaeceums auf Druckverhältnissen beruhe, ist, wie schon in der 1. Aufl. hervorgehoben wurde, ganz unbegründet.

[4]) Vgl. Hirmer für Cistaceae, Hypericaceae u. Tiliaceae a. a. O.

Wenn wir z. B. bei Viola zweierlei Blütenformen: „chasmogame" (sich öffnende) mit großen Blumenkronen und kleistogame (geschlossenbleibende) antreffen, an denen (in verschiedenen Abstufungen) die Blumenkrone zwar noch sichtbar aber ganz verringert ist, so wird niemand bezweifeln, daß eine Verkümmerung der Blumenkrone eingetreten ist. Weitergehende Verkümmerungen lassen sich durch den Vergleich aber auch mit großer Sicherheit erschließen. So hat Fraxinus excelsior gewöhnlich männliche Blüten, die — von der Blütenachse abgesehen — nur aus zwei Staubblättern bestehen (Fig. 1479, *IV*) und weibliche, die nur einen Fruchtknoten zeigen (Fig. 1479, *III*). Mit anderen Worten, diese Oleacee zeigt Blüten, die noch einfacher sind, als die von manchen Botanikern als „primitiv" betrachteten der Salicaceen, Urticaceen u. a. Sie sind auch windblütig wie die der letzteren. Aber in manchen weiblichen Blüten von Fraxinus sehen wir zwei unvollständig ausgebildete Staubblätter (Staminodien, Fig. 1479, *II*) und außerdem sind auch Zwitterblüten vorhanden (Fig. 1479, *I*), wie sie bei den anderen Oleaceen allgemein verbreitet sind. Niemand wird bezweifeln, daß letztere das ursprünglichere Verhalten darstellen, von dem sich die Getrenntgeschlechtigkeit ableitete. Andere Fraxinusarten aber besitzen auch noch eine Blütenhülle, und zwar wie andere Oleaceen eine doppelte. Zwar die 4 Kelchblätter sind bei dem in Fig. 1479, *V* abgebildeten Frax. Mariesii klein, doch deutlich wahrnehmbar, aber die vier Blumenblätter sind stattlich entwickelt. Die Blüten sind auch bei Fr. Mariesii getrenntgeschlechtig, aber die in Fig. 1479, *V* oben abgebildete männliche Blüte zeigt deutlich ein Fruchtknotenrudiment, die darunter stehende weibliche Blüte zwei Staubblätter, die man bei ungenauer Beobachtung für vollwertig halten könnte, was sie zwar für gewöhnlich nicht sind, wohl aber gelegentlich auch sein werden.

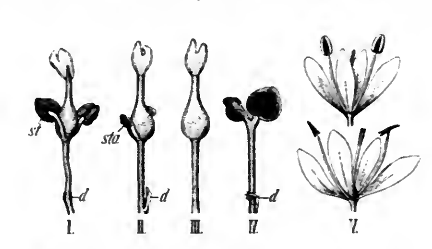


Fig. 1479. *I—IV* Fraxinus excelsior. *I* Zwitterblüte, *st* Staublatt. *II* Weibliche Blüte mit Staminodien, *III* ohne solche, *IV* männliche Blüte *d*, Deckblatt, *V* Frax. Mariesii mit Kelch und Blumenkrone. ♂ u. ♀.

Selbstverständlich braucht der Mangel einer Blütenhülle nicht immer durch Verkümmerung einer doppelten Blütenhülle entstanden zu sein. Letztere ist, wie noch hervorgehoben werden wird eine spätere Erwerbung, es ist wahrscheinlich, daß ursprünglich auch bei den Angiospermen nur eine einfache Blütenhülle vorhanden war. Auch diese aber konnte der Reduktion unterliegen. Die Blüten von Populus z. B. werden vielfach [1]) als nackt, außen nur mit einem „Diskus" versehen betrachtet. Indes besitzen einige Arten eine unzweifelhafte, verwachsenblätterige Blütenhülle (vgl. Fig. 1553). Die Blüten der verwandten Gattung Salix sind scheinbar „nackt". Aber die Honigdrüsen, welche in Ein- oder Mehrzahl die Sporophylle begleiten, sind vielleicht als umgebildete Perigonreste zu betrachten (vgl. den Abschnitt über Nektarien).

Daß in den männlichen Blüten anderer Angiospermen die Zahl der Staubblätter auf Eines heruntersinken kann, wurde schon im allgemeinen Teile p. 348 an einem Beispiel ausgeführt. Es wiederholt sich diese Er-

---

[1]) Auch Hegelmaier, welcher die Entwicklungsgeschichte untersucht hat, glaubt in dem „receptaculum" der Pappelblüten „eine in eigentümlicher Weise ausgebildete Blütenachse" sehen zu sollen, eine Auffassung, die auf der starken Reduktion der Blütenhülle mancher Populus-Arten beruht.

scheinung bei verschiedenen Monokotylen. Bei den Cyperaceen können wir verfolgen, wie von der typischen Sechszahl eine Reduktion auf 3 Staubblätter, schließlich auf Eines stattfindet. Nur eines haben auch Najas und Dikotylen, wie (Euphorbia, Callitriche, Cyclanthera, Casuarina. Nicht in allen, aber in den meisten dieser Fälle (so bei den Euphorbiaceen und bei Cyclanthera) können wir, ebenso wie das bei Fraxinus oben kurz ausgeführt wurde, durch den Vergleich diese Blütengestaltung als eine durch Reduktion entstandene erweisen. Wo das nicht der Fall ist, weil uns keine verwandten Formen erhalten sind, z. B. bei Casuarina werden wir — bis zum Erweis des Gegenteiles — denselben Vorgang annehmen dürfen. Es ist in diesen Fällen dann auch die Blütenachse verringert, und das einzige Staubblatt entsteht an ihr terminal.

Ebenso kann eine Blüte auf ein einziges Fruchtblatt reduziert sein (z. B. Typha).

Durch das Vorkommen solcher reduzierter Blüten ist die Gefahr gegeben, daß man die durch Reduktion vereinfachten Blüten für primitive hält und als Ausgangspunkte für die phylogenetische Betrachtung wählt. Das ist — nach des Verf. Ansicht — z. B. geschehen in dem Delpino-Wettsteinschen Versuch, die Angiospermenblüten für Infloreszenzen zu erklären. Er geht ebenso wie das im Engler'schen System geschah aus von der Annahme, daß einfachgebaute Angiospermenblüten, wie die der Casuarinaceen [1]), Cupuliferen, Juglandaceen, Urticaceen und Euphorbiaceen primitive seien. Diese Annahme ist aber eine nichtsweniger als fest begründete. Es läßt sich z. B. bei den Euphorbiaceen [2]) in zahllosen Übergangsstufen zeigen, wie aus vollständiger ausgestatteten Blüten außerordentlich stark vereinfachte — schließlich bei den männlichen aus Einem Staubblatt, bei den weiblichen aus Einem Fruchtknoten bestehende hervorgehen.

Daß die eingeschlechtigen Blüten der Angiospermen aus zweigeschlechtigen hervorgegangen sind, läßt sich außer an dem oben für Fraxinus erläuterten Beispiel noch an zahlreichen anderen erkennen. Hier sei nur betont, in welch verschiedener Weise der Übergang geschehen kann.

Es gibt auch Zwitterblüten, bei welchen die Männlichkeit und solche, bei denen die Weiblichkeit überwiegt. Dahin gehören die heterostylen Pflanzen. In den kurzgriffeligen Blütenformen von Primula elatior z. B. überwiegt die „Männlichkeit". Das zeigt sich nicht nur in dem Kleinerbleiben des Griffels, sondern auch darin, daß die Blüten größere Pollenkörner haben als die langgriffeligen [3]). Sie sind auch heterozygotisch, die langgriffeligen homozygotisch. Bei diesen letzteren überwiegt die „Weiblichkeit", die Griffel sind länger, die Mikrosporen etwas kleiner als bei den kurzgriffeligen. Dazu stimmt allerdings nicht, daß bei Pr. elatior die Blumenkronen an den langgriffeligen Blüten etwas größer sind, als bei den kurzgriffeligen. Denn sonst (vgl. p. 174) finden wir bei Zwitterblüten, die verweiblicht werden, kleinere Blumenkronen. Aber einerseits ist die Verschiedenheit keine große (18 : 17,7 mm nach de Bruyker [4])), andererseits wird es sich fragen, ob die größeren Korollen allgemein den langgriffeligen Blüten zukommen und ob sie nicht anderweitig, d. h. nicht durch „sekundäre" Geschlechtsdifferenz bedingt sind.

---

[1]) Daß die Casuarinaceen nicht primitiv, sondern reduziert seien, wurde in der 1. Aufl. des Buches gegenüber Treub, Engler u. a. betont. Jetzt scheint sich allmählich diese Auffassung allgemeiner geltend zu machen.

[2]) Vgl. die später zu veröffentlichende eingehende Untersuchung von P. Michaelis.

[3]) Daß diese nicht, wie mehrfach angenommen wurde, „größer geworden sind, um die Entwicklung längerer Schläuche zu gestatten" (Darwin), braucht kaum hervorgehoben zu werden.

[4]) de Bruyker, Dodonaea XVI.

DARWIN [1]) hat die oben vertretene Auffassung, der er ursprünglich selbst huldigte, verlassen, weil die langgriffeligen Blüten weniger Samen ergaben als die kurzgriffeligen. Da aber die Samenanlagen der langgriffeligen Blüten größer sind als die der kurzgriffeligen, so scheint mir die geringere Zahl der Samen der langgriffeligen Form verständlich und kein Grund gegen unsere Auffassung zu sein.

§ 9. Verschmelzungen und Verwachsungen in den Blüten.

Wir können von einer Verschmelzung sprechen, wenn eine (wirkliche oder scheinbare) Änderung der Zahlenverhältnisse der Blütenorgane dadurch eintritt, daß aus zwei (oder mehr) Blattanlagen nur Ein Blattgebilde hervorgeht, von Verwachsung dann, wenn eine Änderung der Lage durch Zusammenhang zwischen den einzelnen Blattorganen erfolgt. Beiderlei Vorgänge sind natürlich nicht scharf voneinander trennbar, es sind mit diesen Bezeichnungen nur zwei extreme Fälle hervorgehoben. Im übrigen mag auf das im 1. Teil (p. 351) über Verwachsung Ausgeführte hingewiesen werden.

1. Verschmelzung.

1. Schon p. 1575 wurde betont, wie mit der Sektorenminderung innerhalb der Blüten vielfach auch eine Verschmelzung ursprünglich getrennter Blattorgane verbunden ist, ein Vorgang, von welchem nachzuweisen versucht wurde, daß er keineswegs auf die Blüten beschränkt ist. Da er aber bei diesen besonders häufig auftritt, so mag er noch an einigen Beispielen erläutert werden.

Die Verschmelzung kann in verschiedenen Stadien auftreten: von der gesonderten Anlegung zweier Blattgebilde an bis zum Auftreten eines einzigen an Stelle von zweien, eine Erscheinung, für die wir auch bei den Vegetationsorganen Beispiele kennen gelernt haben. In den Blüten zeigt sich diese Erscheinung bei Kelch, Blumenkrone und Androeceum.

Am bekanntesten und am leichtesten nachweisbar ist sie bei der Blumenkrone.

Die der Labiaten ist aus fünf der Anlage nach deutlich gesonderten Blattorganen gebildet, von denen zwei die Oberlippe, drei die Unterlippe liefern. Die beiden ersteren wachsen frühe schon vereint, als ob sie ein einziges Blatt wären [2]), und im fertigen Zustande zeigt dementsprechend die Oberlippe nur eine seichte Ausrandung (z. B. Lamium), oder es ist selbst diese kaum wahrnehmbar (z. B. Betonica officinalis).

Es ist möglich, daß hier die Oberlippe schon von Anfang an als ein Blatt erscheint, wenigstens ist es so bei Veronica, wo im fertigen Zustande (abgesehen von dem bei manchen Arten vorhandenen fünften Kelchblatt) nur die bedeutendere Größe des einen Blumenblattes darauf hindeutet, daß es eigentlich als Ersatz für zwei zu betrachten ist.

Ebenso wird z. B. die Oberlippe des Kelches von Utricularia niemals dreiteilig angelegt [3]). Die Unterlippe entsteht aus zwei getrennten Primor-

[1]) CH. DARWIN, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen derselben Art. Deutsche Ausgabe 1877, p. 223.

[2]) Ich habe in der „Vergl. Entwicklungsgesch." darauf hingewiesen, daß diese Vereinigung damit im Zusammenhang steht, daß das fünfte Staubblatt (welches vor die Oberlippe fallen würde) spurlos verschwunden ist, und die übrigen vier Staubblätter sich in einen vierzähligen Quirl mit annähernd gleichen Abständen anordnen. Jetzt würde man sagen, daß der nach oben gerichtete Sektor des Blütenvegetationspunktes gemindert ist.

[3]) Nach BUCHENAU, Morphol. Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit., 1865, p. 94.

dien, während bei der nahe verwandten Gattung Polypompholyx der Kelch mit fünf Primordien angelegt wird [1]). Für die Funktion der betreffenden Organe ist es aber offenbar ganz gleichgültig, ob die ursprüngliche Gliederung verwischt wird oder nicht.

Ganz Ähnliches kommt im Androeceum vor. Bei den Cucurbitaceen finden wir in den männlichen Blüten bei vielen scheinbar drei Staubblätter, zwei vollständige (d. h. mit je vier Pollensäcken versehene) und ein halbes. Die vergleichende Betrachtung zeigt, daß wir von einem aus fünf (halben) Staubblättern bestehenden Androeceum auszugehen haben, wie es z. B. bei Fevillea sich findet (Fig. 1480 *A*). Bei Thladiantha (Fig. 1480 *B*) sind vier einander paarweise genähert. Bei Sicydium sind die Filamente dieser Paare miteinander auf größere oder kleinere Entfernung „verwachsen", bei Bryonia sind nur die Antheren noch frei, bei der Mehrzahl der Cucurbitaceen sind auch diese verschmolzen, und bei Formen wie Sechium (Fig. 1480 *F*), ergreift die Verwachsung alle fünf

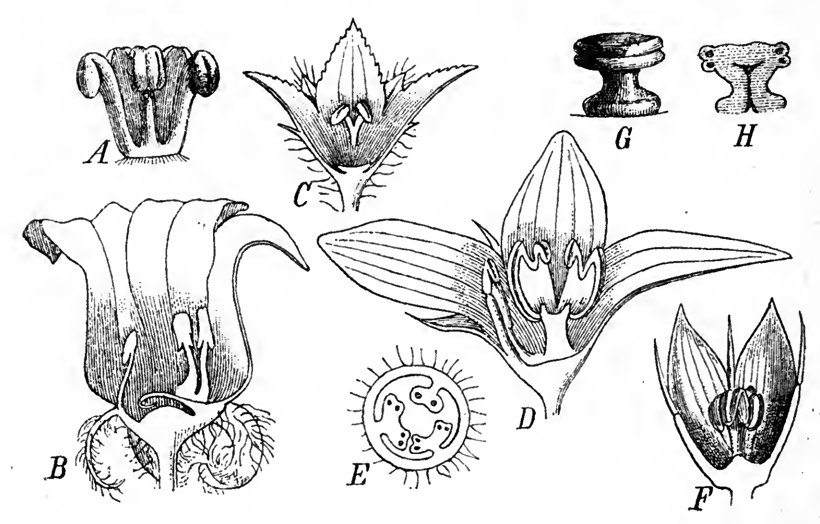


Fig. 1480. Androeceen von Cucurbitaceen. *A* Fevillea trilobata, 5 freie Staubblätter mit je zwei (sich selbständig öffnenden) Mikrosporangien. *B* Thladiantha dubia, halbierte männliche Blüte, von den 5 Staubblättern sind je zwei einander paarweise genähert, eines bleibt einzeln. *C* Sicydium gracile, ein Staubblattpaar sichtbar, die Filamente hängen unten zusammen. *D* Bryonia dioica, Filamente der Paare ganz verschmolzen. *E* Querschnitt durch die Blumenkrone und die Antheren. *F* Sechium edule, die 5 Staubblätter verwachsen. *G* und *H* „Synandrium" von Cyclanthera pedata in Außenansicht und Längsschnitt. (Nach E. G. O. Müller und Flora brasil. aus Pax, Morphologie.)

Staubblätter, die Antheren sind aber voneinander getrennt. Bei Cyclanthera finden wir in der Mitte der Blüte ein Gebilde, das mit zwei ringsum verlaufenden Pollensäcken versehen ist, und das ontogenetisch keine Spur mehr davon zeigt, daß es an Stelle von fünf Staubblättern getreten ist, sei es daß es durch Verkümmerung der anderen allein übrig blieb oder daß es durch deren Vereinigung entstand. Die Verschmelzung der Staubblattanlagen ist z. B. in den weiblichen Blüten von Bryonia keine vollständige, und bei Luffa aegyptiaca traf ich männliche Blüten an, in welcher sie ganz unterblieben war. Daß die durch

[1]) Vgl. F. X. Lang, Flora, 88. Bd. (1901), p. 167.

Verwachsung erreichte (scheinbare) Dreizahl der Staubblätter mit der Dreizahl der Fruchtblätter in Verbindung steht, wurde oben (p. 1586) dargelegt.

Eine Verschmelzung findet auch statt, wenn bei den Fumariaceen zwei halbe und ein ganzes Staubblatt zu Phalangen zusamentreten, ebenso bei Hypecoum, auf welche aber nicht näher eingegangen werden soll.

2. „Verwachsungen" sind bei Blüten ungemein häufig, und zwar sowohl von Blütenteilen unter sich, als mit der Blütenachse. Auch die soeben behandelten Fälle der „Verschmelzung" könnten hierher gerechnet werden. Indes sollen hier nur die Fälle berücksichtigt werden, in denen bei cyklischen Blüten alle Glieder miteinander oder mit anderen Gliedern „verwachsen".

Nur selten handelt es sich dabei um eine wirkliche Verwachsung oder Verklebung (letzteres z. B. bei den Antheren der Compositen). Gewöhnlich ist die Verwachsung eine „kongenitale". Der Vorgang, der hierbei stattfindet, ist früher schon (p. 351) allgemein erörtert worden. Es sei deshalb hier nur kurz angeführt, daß die „Verwachsung" in verschiedenen Abstufungen auftreten kann. Als das ursprüngliche Verhalten werden wir das Nichtverwachsensein betrachten, bei welchem also die einzelnen einander benachbarten Blattanlagen sich frei entwickeln. Eine Verwachsung tritt ein, wenn sie auf gemeinsamer, meist ringförmiger Basis emporgehoben werden. Dies letzte Stadium ist, daß, wie z. B. bei der Blumenkrone von Cucurbita, die einzelnen Anlagen gar nicht mehr gesondert auftreten.

Man hat namentlich bei „Verwachsungen" mehrerer Blattwirtel in cyklischen Blüten oft darüber gestritten, inwieweit dabei die Blattorgane allein oder auch die Blütenachse beteiligt seien. Es mag deshalb daran erinnert werden, daß, wie oben hervorgehoben, in den Blüten die Abgliederung von Blatt und Achse überhaupt zurücktritt und es deshalb unberechtigt wäre, mit dem von den Vegetationsorganen abstrahierten Schema an die Deutung der Blüten in der Weise heranzutreten, daß man sich denkt, Achse und Blatt müßten hier scharf gesondert sein, und man könne genau ermitteln, was dem einen, was dem anderen zugehört. Beispiele dafür werden unten, namentlich bei Besprechung der Fruchtknotenbildung, anzuführen sein.

Hier sei nur noch bemerkt, daß man von einer Beteiligung der Achse bei Verwachsung verschiedener Blattkreise miteinander um so eher wird reden können, je früher diese erfolgt.

Im übrigen können miteinander „verwachsen"

Kelch und Blumenkrone,
Blumenkrone und Androeceum,
Androeceum und Gynaeceum.

Die letztgenannte Verwachsung tritt dann am auffallendsten hervor, wenn das Verwachsungsprodukt als „Gynostemium" ausgebildet wird, wie dies unter den Monokotylen in mannigfacher Ausbildung bei den Orchideen, unter den Dikotylen bei Stylidium geschieht.

Auf die funktionelle Bedeutung der Verwachsungen einzugehen ist aus räumlichen Gründen nicht möglich.

Zweites Kapitel.

Die Blütenhülle.

Vorbemerkung: Gestalt und Funktion der Blütenhülle sind in der Literatur so vielfach besprochen worden, daß wir uns hier auf einige wenige allgemeine Fragen beschränken können.

§ 1. Herkunft der Blütenhüllen.

Die Frage nach der Herkunft der Teile der Blütenhülle hat die Botaniker schon frühe beschäftigt. Wenn wir von den nicht mit einer besonderen Blütenhülle versehenen Blüten der Pteridophyten und vieler Gymnospermen ausgehen, so sind offenbar für die Entstehung der Blütenhülle zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder sie entstand aus der Blüte benachbarten Hochblättern, oder — ganz oder teilweise — durch Umbildung der Sporophylle.

Das letztere hat A. P. De Candolle namentlich für die Blumenkrone angenommen, und viele spätere Autoren sind ihm — meist ohne ihn zu erwähnen — gefolgt. Auch mir scheint diese Auffassung für eine Anzahl von Fällen begründet, ebenso die, daß der äußere Teil der Blütenhülle, der Kelch, aus Hochblättern hervorgegangen ist. Dabei kommt es, wie schon Decandolle betont hat, vorzugsweise auf die Stellung beider Gebilde an, nicht etwa auf die Färbung, der „Kelch“ kann z. B., wie bekannt, petaloid ausgebildet sein. Man wird auch hier nie außer acht lassen dürfen, daß, wie so oft im Pflanzenreich, dasselbe Ergebnis auf verschiedenem Wege zustande gekommen sein kann.

Es genüge deshalb, hier als Beispiel einige Fälle aus einer Familie anzuführen, die wegen der lehrreichen Verhältnisse, die sie bietet, oben schon erwähnt worden ist, die der Ranunculaceen [1]).

Als Ausgangspunkt können wir eine Blüte betrachten, welche eine einfache petaloide Blütenhülle, zahlreiche Staubblätter und Fruchtblätter besitzt. Eine solche Blüte kommt z. B. den Anemoneen zu. Schon bei diesen Formen sehen wir, daß die Zahl der Blätter, welche den „Schauapparat“ bilden, keine konstante ist, indem vielfach die äußersten Staubblätter sich zu petaloiden Blättern umwandeln (vgl. die Angaben über Anemone Hepatica auf p. 327). Die einfache petaloide Blütenhülle der Anemoneen betrachten wir also als zustande gekommen aus Umbildung von Staubblättern. Aber innerhalb derselben Gruppe sehen wir, daß aus den Staubblättern auch andere Organe sich bilden können. So sind die äußersten Staubblätter zu Honigblättern umgebildet bei Pulsatilla vulgaris (Anemone Pulsatilla).

Wie in dem Abschnitt über Nektarien anzuführen sein wird, finden sich alle Übergänge von vollständig ausgebildeten Staubblättern zu solchen, bei denen die Pollensäcke ganz unterdrückt sind. Wenn wir uns denken, daß diese nektarführenden Staminodien auf ihrer Oberseite eine Vertiefung erhalten, so gelangen wir zu Formen, wie sie Trollius, Helleborus u. a. aufweisen, und schließlich zu den nektarführenden Blumenblättern von Ranunculus (p. 1389).

Schon bei den Anemoneen läuft aber bei einigen Formen neben diesem Vorgaug ein anderer her. Wir sehen bei den Pulsatillen, Ane-

[1]) Vgl. Goebel, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. für wissensch. Bot. 17 (1886). Später haben andere Autoren ganz ähnliche Auffassungen vertreten.

mone nemorosa u. a. die Blütenknospe umhüllt von drei Laubblättern, welche bei anderen Formen unter Reduktion ihrer Gliederung übergehen in Hochblätter (vgl. die in Vergl. Entwicklungsgesch., p. 288, Fig. 61 gegebenen Abbildungen von Anemone stellata). Bei An. Hepatica ist das Internodium zwischen diesen ganz kelchähnlichen ausgebildeten Blättern und der Blüte nicht — wie bei den anderen erwähnten Anemoneen — gestreckt, es ist hier das „Involucrum" wirklich zu einem Kelche geworden. Dieser Kelch kann sich seinerseits nun auch petaloid ausbilden, zeigt aber schon durch vielfache Übergänge seine Verwandtschaft mit Hochblättern.

So bei Trollius europaeus.

Die Blüte ist umgeben von einer Anzahl gelb gefärbter Blätter, die meist ganz ungegliedert sind und sich dadurch von den ihnen vorausgehenden Hochblättern unterscheiden. Bei Betrachtung einer größeren Anzahl von Blüten findet man indes Übergangsformen zwischen beiden, welche zeigen, daß die äußere Blütenhülle nur aus eigenartig ausgebildeten Hochblättern besteht, die ganz ähnlich zustande kommen, wie etwa die früher geschilderten Hochblätter von Astrantia (p. 1403). Diese Übergangsformen[1]) zeigen an ihrer Spitze noch Andeutungen der Gliederung der Laubblätter (Fig. 1481, *1*, *2*), teilweise auch noch grüne Färbung, während der größere Teil des Blattes gelb geworden ist. Wir werden sie also als Hochblätter betrachten, die, zu einem Bestandteil der Blüte geworden dieser als „Schauapparat" wie als Knospenschutz dienen. Auf sie folgen die aus umgebildeten Staubblättern bestehenden, der Blumenkrone von Ranunculus entsprechenden Honigblätter, dann die Staubblätter und die Fruchtblätter.

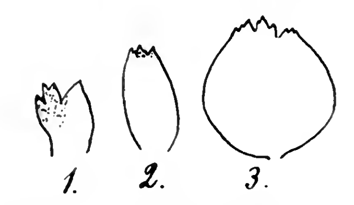


Fig. 1481. Trollius europaeus. Drei Blätter, welche den Übergang von den Hochblättern zur äußeren Blütenhülle darstellen Sie sind gelb, mit Ausnahme der punktierten Stellen, welche chlorophyllhaltig sind.

Eine ursprünglich nur mit Sporophyllen besetzte Blütenachse kann also eine reichere Ausstattung erhalten:

1. indem die der Blüte benachbarten Hochblätter sich als „Kelch" ausbilden (so auch bei Anemone Hepatica), der zugleich Schauapparat sein kann;

2. indem die äußersten Staubblätter sich entweder nur zum Schauapparat ausbilden (manche Clematideen, z. B. Atragene alpina) oder zu Honigblättern (Pulsatilla) oder zu Gebilden, welche zugleich als Schauapparat und als Honigblätter dienen (Ranunculus, auch Trollius, wo aber die verhältnismäßig kleinen Honigblätter trotz ihrer Orangefärbung als Schauapparat kaum in Betracht kommen werden).

Daß bei vielen anderen Familien (besonders deutlich bei Nymphaeaceen, Mesembryanthemum, Zingiberaceen) die De Candodle'sche Anschauung gleichfalls ungezwungen sich den morphologischen Tatsachen anschmiegt, scheint mir unbestreitbar, sehen wir ja doch in manchen Blüten sehr deutlich, daß die Staubblätter als Schauapparat dienen mit oder ohne

[1]) Solche finden sich z. B. auch bei den Endblüten von Gentiana asclepiadea. Es läßt sich hier verfolgen, wie die zwei obersten Laubblätter sozusagen in die Bildung des Kelches hineingezogen werden; nicht selten ist eines mit der Kelchröhre nur teilweise vereinigt und zeigt dann einen erweiterten, scheidenförmigen Basalteil, während die Spitze der Kelchröhre einer Laubblattspreite entspricht. Es finden sich eben, wenn man eine größere Anzahl von Pflanzen vergleicht, alle Übergangsstufen von solchen Blüten, die scharf gegen den vegetativen Sproß abgesetzt sind, bis zu solchen, die allmählich in ihn übergehen.

Funktionsverlust, und auch die Erfahrungen an gefüllten Blüten weisen darauf hin, daß die Staubblätter besonders leicht der petaloiden Umbildung unterliegen. Daß diese auch Laubblätter betreffen kann, geht nicht nur aus dem über Trollius oben Gesagten, sondern auch z. B. aus dem über Nidularium früher (p. 1319) Angeführten hervor.

Für die Staubblätter sei noch ein Beispiel aus der Gruppe der Monokotylen angeführt, welches besonders deutlich zeigt, wie eine gefärbte Blütenhülle aus Staubblättern hervorgehen kann.

Es ist dies die sogenannte „Nebenkrone“ oder „Parakorolle“, die sich bei einer Anzahl von Amaryllidaceen findet. Bei Narcissus z. B. stellt sie ein den sechs an ihrer Basis verwachsenen Blättern der eigentlichen Blütenhülle aufgesetztes (bei Na. pseudonarcissus bedeutende Größe erreichendes) Gebilde dar, innerhalb dessen die Staubblätter entspringen. Indes läßt der Vergleich mit anderen Formen und die freilich (meines Wissens) nicht eingehender untersuchte Entwicklungsgeschichte kaum einen Zweifel darüber, daß die „Parakorolle“ aus einer Verbreiterung — wenn man will, aus „stipularen“ Auswüchsen — der Staubblätter hervorgegangen ist[1]. Fig. 1482 und 1483 zeigen dies deutlich für Eurycles amboinensis und Hymenocallis schizostephana.

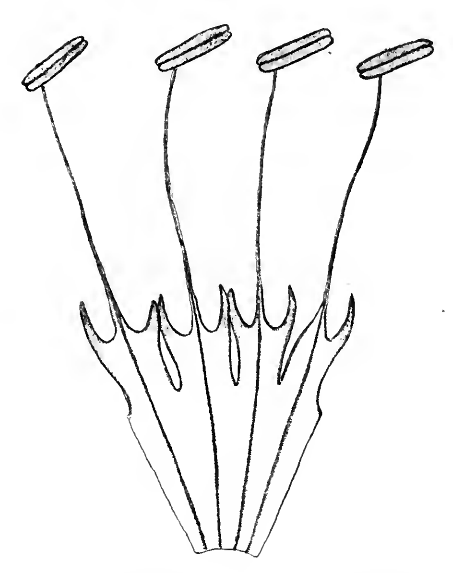


Fig. 1482. (Nach Glück.) 4 der 6 Staubblätter einer Blüte von Eurycles amboinensis. An der Basis der Staubblätter die aus „Stipularauswüchsen“ verwachsene Parakorolle.

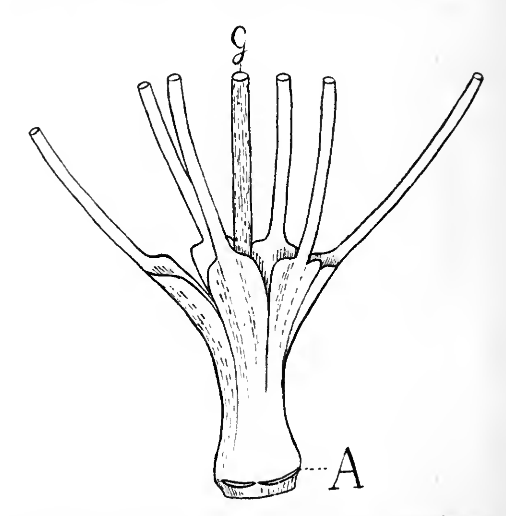


Fig. 1483. Nebenkrone von Hymenocallis schizostephana. Die Staubblätter oben abgeschnittene *A*-Ansatzstellen der Perigonblätter. Aus Curtis Bot. mag., Vol. 127, Pl. 7707.

Wenn man sich denkt, daß die „Stipularauswüchse“ von Eurycles auf der Außenseite der Staubblätter miteinander in Verbindung treten, erhält man die Parakorolle von Narcissus (Fig. 1484), welche die Staubblätter außen umgibt. Dafür spricht auch, daß der Rand der „Parakorolle“ noch vielfach eine Teilung aufweist, welche der Zahl der Staubblätter entspricht. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Parakorolle spät, erst nach dem Auftreten der Staubblätter, auftritt was mit der oben gegebenen Auffassung übereinstimmt.

[1]) Vgl. z. B. Glück, Blatt- und Blütenmorph. Studien (1919), p. 264.

Selbstverständlich brauchen nicht alle „Nebenkronen“ aus den Staubblättern hervorzugehen. Die der Silenen z. B. stellen Auswüchse der Blumenblätter dar, von denen sich ebensowenig als für die „Schlundschuppen“ der Blumenkronen der Boraginaceen nachweisen läßt, daß sie aus steril gewordenen Staubblättern hervorgegangen sind.

Die Funktion der „Parakorolle“ ist offenbar nicht überall dieselbe. Wenn sie so auffallend entwickelt ist wie bei Narcissus (Fig. 1484), entspricht sie einer glockenförmigen Blumenkrone, deren Gestalt für die Bestäubungsvermittler in Betracht kommen wird. Narcissus pseudonarcissus wird zu den Hummelblumen gerechnet. Weniger klar ist ihre Funktion in den Blüten, in denen sie eine geringere Entwicklung erreicht. Es wäre wohl experimentell zu prüfen, ob sie für die Führung von Insektenrüsseln, als „Schauapparat“ oder sonstwie in Betracht kommt. Hier war vor allem ihre Herkunft zu besprechen — sie ist ein verhältnismäßig junges, aus den Staubblättern hervorgegangenes Gebilde, das durchaus nicht in allen Fällen eine bestimmte Funktion zu besitzen braucht.

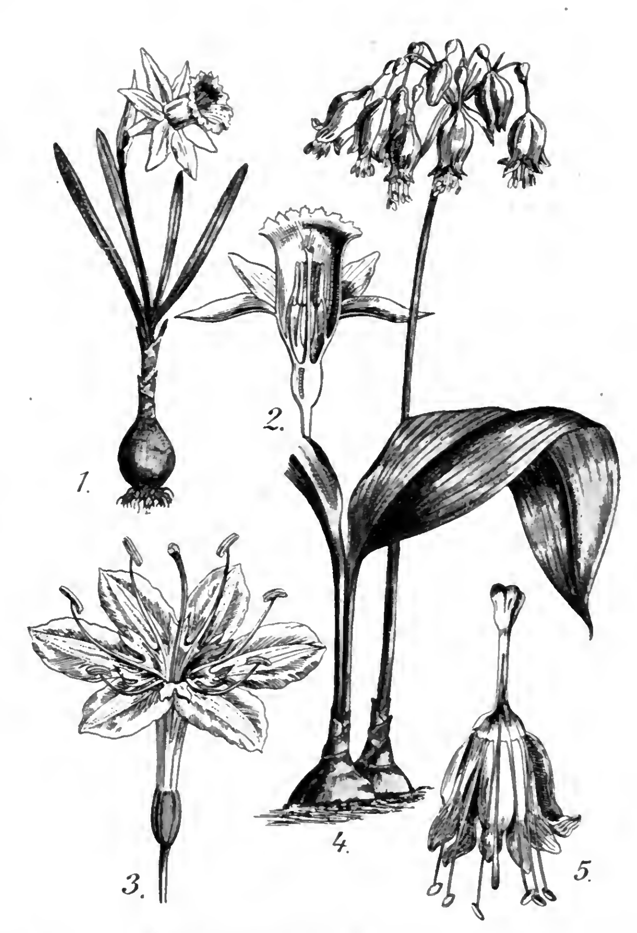


Fig. 1484. *1* Narcissus pseudonarcissus, blühende Pflanze verkl. nach Baillon. Die trompetenförmige Nebenkrone ist auffälliger als das Perigon *2* Blüte gehälftet. *3* Blüte von Pancratium illyricum nach Baillon. Nebenkrone deutlich als basaler Auswuchs der Staubblätter erkennbar. *4, 5* Urceolaria pendula, Nebenkrone nur als unscheinbarer Ring ausgebildet.

In verschiedener Richtung von Bedeutung ist die Erscheinung, die Murbeck[1]) als „staminale Pseudapetalie“ bezeichnet hat. Sie besteht darin, daß (wie bei Eu-Alchemilla) Staublätter an Stelle der Blumenkronenblätter auf-

[1]) Über staminale Pseudapetalie in Lunds Universitet Årsskrift, N. F., Avd. 2, Bd. 14, Nro. 25, 1913.

treten. Die 4 mit den Kelchblättern alternierenden Staubblätter sind, wie die vergleichende Untersuchung zeigt, an Stelle der Blumenblätter stehende Staubblätter — was um so weniger auffallend ist, als diese Erscheinung gelegentlich auch bei anderen Pflanzen auftritt[1]) und als die Blumenblätter ohnedies in sehr nahen Beziehungen zu den Staubblättern stehen. Wir sehen daraus, daß bei „Apetalie“ Ersatz der Kronenblätter durch Staubblätter stattgefunden haben kann. Das kann auch eingetreten sein in Verwandtschaftskreisen, in denen keine Formen mit vollständig ausgestatteten Blüten mehr vorhanden sind.

Die Blüten der Polygoneen z. B. haben eine einfache Blütenhülle, mit deren fünf Blättern, wie wir sahen, ursprünglich fünf Staubblätter alternieren, während vom inneren Staubblattkreis nur 3 Staubblätter (in Verbindung mit der Gesamtsymmetrie der Blüten) ausgebildet sind. Man hat die Polygonaceen vielfach in Verbindung mit den „Centrospermen“ (Caryophyllaceen usw.) gebracht. Diese haben typisch eine Blumenkrone. Es ist möglich anzunehmen, daß auch die Polygonaceen eine solche besessen haben und daß in den obdiplostemonen Blüten die Staubblätter an Stelle der Blumenkronenblätter traten. Aber ohne Übergangsformen steht eine solche Annahme natürlich vollständig in der Luft, man kann sie nur als eine der Möglichkeiten hinstellen. Sie ist um so weniger sicher begründet, als die Polygonaceen von den eigentlichen Centrospermen sich durch die Samenanlagen wesentlich unterscheiden.

Daß die Staubblätter sich leicht zu Blumenblättern ausbilden können, zeigen namentlich auch viele „gefüllte“ Blüten. Diese sollen später behandelt werden. Hier sei nur erwähnt, daß zwar die meisten gefüllten Blüten als Abnormitäten auftreten, daß es aber auch Pflanzen gibt, die sie als normale Bildungen aufweisen. Wir sehen dabei ganz ab davon, daß z. B. bei den Zingiberaceen der auffallendste Teil der „Blumenkrone“ — das Labellum — aus einer Umbildung von Staubblättern hervorgegangen ist und erwähnen als besonders auffallendes Beispiel die Leguminose Neptunia plena (Fig. 1485). Die etwa 2 cm langen Blütenköpfchen dieser südamerikanischen Wasser- und Sumpfpflanze besitzen dreierlei Blüten: sterile, welche an der Basis der Infloreszenz einen gelben Büschel (als „Schauapparat“) bilden, männliche und Zwitterblüten. Letztere nehmen das (nach abwärts gebogene) Ende der Infloreszenz ein. An den männlichen Blüten ist der Fruchtknoten nur als kleines Rudiment vorhanden. In den männlichen und den Zwitterblüten sind die 5 Blumenblätter grünlich und unscheinbar. Die sterilen Blüten erhalten ihre lebhafte Färbung durch Ausbildung der „Filamente“ zu langen gelb gefärbten Blumenblättern. Man kann leicht Übergangsformen finden, bei denen an der Spitze der umgewandelten Filamente noch Reste von Antheren (*A* Fig. 1485, *II*) vorhanden sind.



Fig. 1485. Neptunia plena. *I* Zwitterblüte. *II* Übergang zu den gefüllten (*A* rudimentäre Antheren). *III* „Gefüllte“ Blüte.

[1]) So kultivierte ich z. B. eine „Form“ von Digitalis purpurea, bei welcher die Blumenkronenblätter alle oder zum Teil zu Staubblättern (und Übergangsformen dazu) entwickelt sind.

§ 2. Die biologische Bedeutung der Blütenhüllen.

Daß die einfache meist grüne Blütenhülle der Urticifloren, Chenopodiaceen u. a. nur als Umhüllung der Blütenknospe dient, bedarf ebensowenig einer Erläuterung als daß dasselbe für den typischen Kelch der mit Kelch und Blumenkrone ausgestatteten Blüten gilt.

An dieser Funktion kann natürlich auch die Blumenkrone teilnehmen, aber sie wirkt außerdem auch für die Sicherung der Bestäubung. Die erstgenannte Funktion wird bei den Gymnospermenblüten (mit Ausnahme der Taxaceen und Gnetacen) durch von den anderen Knospenschuppen nicht verschiedene Knospendecken übernommen.

Die letztere wird in Betracht kommen vor allem bei Blüten, deren Bestäubung durch Tiere erfolgt, und zwar handelt es sich dabei sowohl um die Farbe als um die Gestalt der Blütenhüllen.

Bezüglich der Farbe hat sich eine Verschiedenheit der Auffassung ergeben. Nachdem man die naive Annahme, daß die Insekten dasselbe Farbenwahrnehmungsvermögen besitzen wie der Mensch, verlassen hatte. ist man teilweise zu dem von v. Hess vertretenen Extrem gelangt, daß die Insekten vollständig farbenblind seien, also die Farben nur als verschiedene Helligkeitswerte wahrnehmen können. Selbst dann würden die nicht grün gefärbten Blütenhüllen ja zur Auffindung der Blüten von Bedeutung sein. Aber seit den Untersuchungen von v. Frisch und Knoll läßt sich die Annahme von der totalen Farbenblindheit der Insekten nicht mehr aufrecht erhalten, und es kann also die nicht gerade schöne Bezeichnung „Schauapparat“ für die nicht grün gefärbten Teile der Blütenhülle oder die der Blüte benachbarten Hochblätter usw., wenn auch mit bestimmten Einschränkungen, aufrecht erhalten bleiben.

Damit ist freilich durchaus nicht gesagt, daß die Farben der Blütenhüllen den Pflanzen durch die blütenbesuchenden Insekten „angezüchtet“ seien.

Denn man wird sich hüten müssen, die von der der vegetativen Teile abweichende Färbung des „Schauapparates“ der Blüten lediglich als zur Bestäubung in Beziehung stehend zu betrachten. So zeigen bei manchen Coniferen (z. B. der Fichte), männliche und weibliche Blüten — obwohl hier die Bestäubung durch den Wind erfolgt — eine lebhafte rote Färbung, und auch bei Moosen sahen wir bei den Sexualorganen (oder in deren Umgebung) vielfach dieselbe Erscheinung. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die bei Hervorbringung der Fortpflanzungsorgane vielfach auftretende charakteristische Färbung in Verbindung steht mit bestimmten die Färbung bedingenden Stoffwechselvorgängen, ohne daß es bis jetzt möglich wäre, diese zu überblicken. Denn wenn auch z. B. angegeben wird [1]), daß die Atmungstätigkeit der Blumen eine größere ist, als die grüner Blattorgane, die Transpiration dagegen eine geringere, so wissen wir doch nicht, wie weit dabei die Blumenkrone beteiligt ist, wie dieses Verhalten in die Gesamtökonomie der Blüte eingreift und womit es (vom rein physiologischen Standpunkt aus) zusammenhängt, daß bei vielen Blüten, z. B. denen der Urticaceen, korollinische Organe ganz fehlen.

Darauf, daß die Größe der Blumenkrone (und in manchen Fällen auch die Intensität der Färbung) [2]) abhängt von äußeren Faktoren,

[1]) Curtel, Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. des sciences nat., 8 Sér., T. 6.

[2]) Die Abhängigkeit der Intensität der Färbung von der des Lichtes ist nicht bei allen Pflanzen gleich ausgeprägt. Schon Askenasy (Bot. Zeit., 1876) hat übrigens gezeigt, daß die Blüten von Antirrhinum majus und Digitalis purpurea, welche sich an

namentlich von der Lichsintensität, sei nur kurz hingewiesen. Es ist dies nur ein Einzelfall der Tatsache, daß die verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanze an verschiedene äußere Bedingungen gebunden sind. Auch andere Faktoren als das Licht sind auf die Blütenbildung von Einfluß, was auch durch die Untersuchungen von KLEBS[1]) Bestätigung gefunden hat. Ferner sei erinnert an die verschiedene Größe, welche die Blumenkrone bei den gynodiöcischen Pflanzen erreicht, wo es sich offensichtlich um eine Einwirkung innerer, nicht äußerer Faktoren handelt (p. 174). Hier sei nur hingewiesen auf die p. 296 beschriebenen „unwesentlich dorsiventralen" Blüten, wie wir sie an der Außenseite mancher Blütenstände finden.

Die zahllosen Gestaltungsverschiedenheiten der Blütenhülle hier zu besprechen, würde nur im Zusammenhang mit deren Funktion berechtigt sein. Das ist andererseits so oft geschehen, daß es hier unterbleiben kann.

Wohl aber darf kurz auf einen Punkt von allgemeiner Bedeutung hingewiesen werden, darauf, daß bedeutende Formverschiedenheiten im fertigen Zustand zustande kommen durch verhältnismäßig geringfügige Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung. Es ist dies übrigens ein allgemein geltender Grundsatz, ich habe ihn früher am Beispiel der Grasinfloreszenzen[2]) zu erläutern gesucht, SACHS hat dann in seinen „Vorlesungen" in lehrreicher Weise dasselbe Verhalten an der Entwicklung der Laubblätter erläutert.

Was die Blumenkrone anbelangt, so sei ausgegangen von der Anlage einer radiären aus fünf Blattanlagen „verwachsenen" Korolle, wie sie vielen Dikotylenblüten zukommt. Schon die „Verwachsung" hängt ja, wie wir sahen, von einer Wachstumsverschiebung ab. Würde jede der fünf Blattanlagen in ihrem freien Teil wachsen, so entstände eine choripetale Blumenkrone. Es wachsen aber die freien Teile nur unbedeutend, stark dagegen die Insertionszone der fünf Blattanlagen (deren zusammenhängende basale Teile), und so entsteht die Röhre mit fünf Auszackungen, von der wir ausgingen. Diese entwickelt sich zu einer radiären Blumenkrone etwa bei einer Campanula oder der Röhrenblüte einer Composite weiter, wenn das Wachstum der Hauptsache nach auf den becher- resp. röhrenförmigen Basalteil beschränkt ist (sei es daß dieser gleichmäßig wächst oder eine — wohl meist basale — Zone länger embryonalen Charakter behält). Wenn aber eine unterhalb der Auszackungen gelegene Zone stark wächst, so treten je nach dem Verlauf dieser Wachstumszone andere Gestaltungsverhältnisse ein. Denken wir uns die wachsende Zone unterhalb *1* und *2* Fig. 1486 in der punktierten Linie. Diese trifft links von *1* und rechts von *2* auf die Buchten, welche die beiden Korollenzipfel trennen, verläuft aber zwischen *1* und *2* unterhalb der trennenden Bucht. Wenn eine ebensolche Wachstumszone unterhalb des Zipfels *3*, *4*, *5* liegt, muß eine zweilippige Korolle ent-

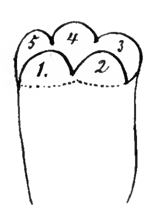


Fig. 1486. Schema für die Gestaltveränderung einer sympetalen Blumenkrone bei verschiedener Wachstumsverteilung.

ihrer Blätter beraubten Sprossen entwickelt hatten, weiß blieben, daß also Ernährungsstörungen auf die Farbenbildung einwirken.

[1]) G. KLEBS (Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie, Ber. der D. bot. Gesellschaft, 1901, p. 211) fand unter anderem, daß die Größe der Blumenkrone von Myosotis palustris nicht nur durch schwaches Licht, sondern durch zu feuchte Luft oder durch zu starke Nährlösung vermindert wird.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XIV.

stehen, wenn die Zipfel *1* und *2* frühzeitig im Wachstum ganz zurückbleiben, die Gestalt, welche die Randblüten der Tubulifloren unter den Compositen zeigen. Wenn die Wachstumszone nur an einer Stelle auf die trennende Bucht trifft, erhalten wir die „einseitig aufgeschlitzten", später dann flach ausgebreiteten Blumenkronen der Liguliforen.

Drittes Kapitel.

Das „Androeceum".

Seit Röper bezeichnet man die Gesamtheit der Mikrosporophylle als Androeceum, die der Makrosporophylle als Gynaeceum.

Der Anordnung in den Blüten entsprechend sollen beide Organgruppen näher besprochen werden.

§ 1. Allgemeines über die Mikrosporophylle.

Die Mikrosporophylle [1]) der Angiospermen sind im allgemeinen gleichförmiger gebaut, als die der Gymnospermen, sowohl was die äußere Gestaltung, als was die Zahl und Anordnung der Mikrosporangien betrifft.

Letztere selbst sollen gesondert betrachtet werden. Hier handelt es sich nur um die Gesamtgestaltung der Sporophylle. Diese ist eine zunächst ziemlich einförmig erscheinende, denn die Gliederung in „Anthere" und Filament tritt fast überall hervor. Wenn wir bedenken, daß schon bei der Bildung der den Blüten vorangehenden Hochblätter die Blattstielbildung unterdrückt wird, so werden wir die früher aufgetauchte Auffassung, die Anthere entspreche einer Blattpreite, das Filament einem Blattstiel, von vornherein für unwahrscheinlich halten. Diese Auffassung ist auch allgemein verlassen worden, schon der Übergangsformen wegen, wie sie sich bei Nymphaea, Neptunia plena u. a. zwischen Blumenblättern und Staubblättern finden. Auch wissen wir aus der Entwicklungsgeschichte der Blätter, daß die verschiedensten Teile der Blattfläche sich stielartig strecken können. Es liegt also kein Grund vor, das Filament mit dem Blattstiel eines Laubblattes homolog zu setzen. Wir sehen in ihm vielmehr eine mit der Gesamtgestaltung und der Funktion des Sporophylls in Verbindung stehende Umgestaltung der Blattanlage, nicht einen vererbten Blattstiel.

Wir können als „Typus" der Staubblattgestaltung aufstellen den, welcher am häufigsten verwirklicht ist — also eine auf einem Filament sitzende „Anthere", mit Mikrosporangien, die paarweise auf jeder Antherenhälfte der Länge nach verlaufen. Aber nun kommt die Natur und ändert daran, wie wenn die Mikrosporophylle aus weichem Wachs wären, das in andere Formen geknetet wird. Das Filament und die Anthere erhalten Auswüchse. Ersteres wird bald lang und dünn ausgezogen, bald bleibt es kurz und dick. Die Anthere wird über das Filament hinaus verlängert — und zwar, wie wir sehen werden, bald auf der Ober-, bald auf der

[1]) Wann wird der antediluvianische Namen „Staubgefäße" aus den Lehrbüchern verschwinden? Gegen die Bezeichnung „Staubblätter" ist nichts einzuwenden. Mit „Gefäßen" aber haben sie natürlich nichts zu tun. Der Name rührt her aus einer Zeit, in welcher man über den Aufbau der Mikrosporophylle noch ganz im unklaren war, ihn beizubehalten liegt nicht der mindeste Grund vor.

Unterseite, so daß sie „drehbar" wird. Sie oder die Pollensäcke (die Mikrosporangien) werden verschoben, deren Zahl wird vermindert oder vermehrt. Kurz, das Problem der Mannigfaltigkeit tritt auch hier auf, mit all den Fragen, die sich daran knüpfen. Die beschreibende Botanik hat sich mit ihnen recht wenig beschäftigt — ebenso wie wir das bei der Narbenbildung antreffen werden. Sie interessierte sich hauptsächlich dafür, ob „dithecische" oder „monothecische" Antheren vorhanden sind. Bei den ersteren sind, da die Mikrosporangien je durch Zugrundegehen der sie trennenden Gewebeplatte sich in jeder Antherenhälfte zu vereinigen pflegen, bei der reifen Anthere zwei „Theken", bei den halben Antheren eine „Theka" vorhanden. Indes ist diese Bezeichnung eine veraltete. Wir werden sehen, daß es mit 4 Mikrosporangien versehene Antheren gibt, die bei der Reife „monothecisch" erscheinen und andere, wie die von Rhizophora, einigen Mimoseen, Oenotheraceen u. a., auf welche diese Bezeichnungen überhaupt nicht passen. Sie sollen deshalb hier nicht verwendet werden. Vielmehr bezeichnen wir die Antheren je nach der ursprünglich vorhandenen Zahl der Mikrosporangien als bi-, tetra- oder polysporangiat. Die tetrasporangiaten sind bei weitem die häufigsten.

§ 2. Die Lage der Mikrosporangien.

Die „Anthere" besteht aus dem meist wenig hervortretenden „Konnektiv", d. h. dem von den Mikrosporangien nicht beanspruchten, meist von einem oder mehreren Leitbündeln durchzogenen Gewebe des Sporophylls und den vier Mikrosporangien. Die Frage ist zunächst: wie diese am Sporophyll angeordnet sind. Bei den meisten Gymnospermen (z. B. Cycadeen, Cupressineen) tritt ohne weiteres hervor, daß die Mikrosporangien auf der Unterseite der Sporophylle stehen — das ist der Fall selbst dann, wenn sie, wie bei den Abietineen dem Rand des Sporophylls sehr genähert sind. Bei den Angiospermen könnte man dieselbe Lage vermuten. Aber sowohl die Entwicklungsgeschichte als die teratologischen Umbildungen weisen darauf hin, daß das nicht der Fall ist. Vielmehr gehören zwei Sporangien dem Blattrand, zwei der Oberseite an.

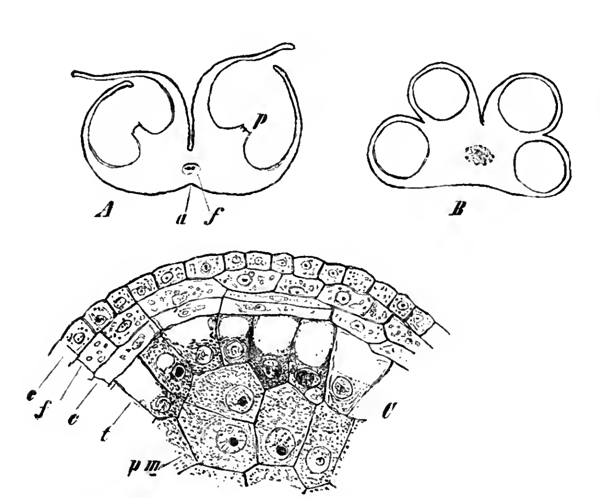


Fig. 1487. Hemerocallis fulva (nach STRASBURGER). *A* Querschnitt durch eine geöffnete Anthere, *p* Rest der Scheidewand zwischen den beiden Mikrosporangien. *B* Jüngere Anthere (Inhalt der Mikrosporangien nicht gezeichnet). *C* Stück eines Querschnittes einer jungen Anthere, *pm* Sporenmutterzellen, *t* Tapetenzellen, *e f c* drei Schichten der Wand, von denen *e* das Endothecium bildet.

Die Versuche, das dadurch zu „erklären", daß man annahm, die Anthere entspreche eigentlich einem „vierflügeligen" Blatte, oder sei nach

Analogie der Ophioglosseenblätter aus zwei voreinanderstehenden Blatteilen zusammengesetzt, an deren Rändern die Sporangien sich befinden, brauchen hier nicht näher besprochen zu werden (vgl. p. 329). Will man Vermutungen aufstellen, so könnte man noch eher die wagen, es seien eigentlich nur zwei randständige Sporangien vorhanden, welche durch eine sterile Gewebeplatte in zwei Längshälften geteilt seien. Dafür ließe sich anführen einerseits die Tatsache, daß — wie zu erwähnen sein wird — eine Unterteilung der Mikrosporangien durch sterile (nicht sporenbildende) Gewebeplatten auch sonst auftreten kann, andererseits die, daß diese Gewebeplatten vor der Sporenentleerung meist wieder aufgelöst werden (was bei einer von vornherein bestehenden Trennung der beiden Sporangien noch auffallender wäre) und daß die normale Öffnung der Sporangien durch einen über diese Gewebeplatte fallenden Längsriß stattfindet, die zwei Mikrosporangien je einer Antherenhälfte, also sich wie Eines verhalten.

Indes läßt sich auch diese Vermutung derzeit nicht näher begründen, sie geht über die Annahme einer „Möglichkeit" nicht hinaus. Solche kann man noch mehr aufstellen, z. B. die, daß die Verteilung der Sporangien ursprünglich (wie bei Taxus) eine radiäre gewesen und dann auf die Oberseite und den Rand beschränkt worden sei — umgekehrt wie bei den Coniferen. Aber auch damit ist nichts weiter gewonnen, denn wir kennen bei den Angiospermen keine taxusähnlichen Mikrosporophylle und können auch nicht Taxus irgendwie mit ihnen in nähere verwandtschaftliche Beziehungen bringen.

Man kann auch daran denken, daß die Mikrosporophylle der Angiospermen (bei denen vom eigentlichen Sporophyll viel weniger übrig geblieben ist als bei den meisten Gymnospermen) ihre Dorsiventralität so verändert haben, daß im Zusammenhang damit auch die Lage der Sporangien eine andere wurde, als wir sie bei den meisten Pteridophyten und Gymnospermen kennen — es sei nur erinnert an die radiäre Verteilung der Sporangien an den Placenten von Trichomanes (Fig. 1179) und die für die Makrosporangien der Angiospermen anzuführende Tatsache, daß sie zwar meist randständig sind, aber auch auf der Oberseite und Unterseite der Makrosporophylle auftreten können.

Jedenfalls können wir diese Lage der Mikrosporangien nicht als eine Anpassung an die bessere Pollenverbreitung durch Tiere betrachten, da sie sich auch bei windblütigen Pflanzen findet. Wenn auch manche davon sich von insektenblütigen ableiten lassen — also deren Eigentümlichkeiten beibehalten haben können — so wird man eine solche Ableitung doch nicht als allgemein erwiesen betrachten können.

In einem Falle könnte man sogar annehmen, daß alle vier Mikrosporangien auf der Oberseite stehen, weil unter ihnen sich der Blattrand fortsetzt. So bei den Antheren von Nuphar [1]). Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergab, daß diese Sporophylle schon vor Anlegung der Sporangien dicht gedrängt stehen und eine sechskantige Gestalt annehmen, wobei zwei Kanten seitlich, zwei nach vorn und zwei nach hinten fallen. Die hinteren seitlichen Kanten wachsen später zu den Flügeln aus, die wie Blattränder aussehen. Es wird sich aber fragen, ob sie das wirklich sind und nicht vielmehr die durch die seitlichen und die vorderen Kanten begrenzten Flächen der Blatträndern entsprechen.

[1]) Abbildung vgl. Goebel, Vergl. Entwicklungsg. (1883) Fig. 112, *3*.

§ 3. Änderungen in der Anordnung der Mikrosporangien.

Die soeben erwähnte ursprüngliche Anordnung der Mikrosporangien am Sporophyll erfährt bei manchen Antheren eine Änderung, teils durch das Wachstum des Konnektivs, teils durch das der Sporangien selbst.

A) Änderung durch das Konnektiv. Durch epinastisches Wachstum des Konnektivs können die Sporangien auf die Unterseite (Außenseite) der Blüte verlagert werden (z. B. Iris Fig. 1511, *V* extrorse Antheren), durch hyponastisches auf die Innenseite (introrse Antheren). Ohne Zweifel stehen diese Veränderungen wenigstens in manchen Fällen mit der Bestäubung in Beziehung. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß z. B. bei den mit ihrer Oberseite den Griffelästen anliegenden Antheren von Iris die extrorsen Antheren für die Pollenübertragung am besten geeignet sind. Indes treten so einfache Beziehungen keineswegs überall hervor.

Darüber, wodurch das epi- oder hyponastische Wachstum des Konnektivs bedingt wird, liegen keine Untersuchungen vor.

Eine andere Gestaltveränderung ist die, daß die Antherenhälften durch Wachstum des Konnektivs in die Breite auseinandergerückt werden.

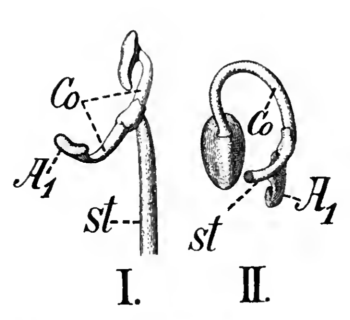


Fig. 1488. Links Staubblatt von Salvia candelabrum. Die beiden Antherenhälften durch stielartiges Wachstum des Konnektivs (*Co*) auseinandergerückt, *st* Filament. Rechts Salvia pratensis. Die sterile Antherenhälfte (A_1), (bei S. Candelabrum noch deutlich als solche zu erkennen) ist schaufelartig umgebildet.

Am bekanntesten ist das für Salvia (Fig. 1488), bei welcher das aus dem Konnektiv hervorgegangene Gewebsstück eine filamentähnliche Gestalt annimmt — und Eine Antherenhälfte der Verkümmerung unterliegt, was bei den verschiedenen Arten in verschiedenem Maße eintritt. Es kommt dadurch die merkwürdige Hebeleinrichtung zustande, welche bei der Bestäubung mitwirkt.

Weniger auffallende Konnektivverbreiterungen finden sich bei einigen Commelinaceen.

B. Änderung der Antherengestalt durch das Gesamtwachstum der Antheren oder der Sporangien.

Es erfolgt dadurch eine Änderung in dem Ansatz der Antheren an das Filament. Ursprünglich fällt die Längsachse von beiden zusammen. Wenn aber entweder die ganze Anthere über ihre Anheftungsstelle hinauswächst, oder deren beide, sporangientragende Hälften (wie bei vielen Gräsern), so wird scheinbar damit der Anheftungspunkt der Anthere verschoben — meist so, daß er auf ihre Unterseite fällt („dorsifixe" Antheren).

Es ist das ein Vorgang, der zunächst nur eine der Wachstumsarten vorstellt, durch welche eine Vergrößerung der Antheren und damit eine ausgiebigere Pollenbildung bedingt wird. Zugleich wird in dem engen Raume der Blütenknospe dadurch wohl auch eine engere Packung ermöglicht, als wenn die Anthere nur der Länge nach nach oben wächst[1]). Man könnte das also in derselben Weise deuten, wie die bei Cucurbita, Philydrum und einigen anderen Pflanzen wahrnehmbare Windung der Antheren bzw. Antherenhälften. Auch diese ermöglicht in dem engen Raume der Blütenknospe die Hervorbringung einer größeren Zahl von Mikro-

[1]) Die Filamente strecken sich erst später!

sporen ohne erhebliche Gesamtvergrößerung der Antheren. Was die dorsifixen Antheren betrifft, so sind diese im fertigen Zustand meist auch auf dem Filament leicht drehbar, was das Herausschütteln der Mikrosporen erleichtern kann. Indes ist dies nicht allgemein der Fall (z. B. nicht bei denen von Torenia). Auch brauchen „drehbare" Antheren nicht immer auf diese Weise zu entstehen. Die Drehbarkeit kann auch durch starkes Querwachstum des Konnektivs ermöglicht sein.

Jedenfalls kann man die „dorsifixen" Antheren nicht ohne weiteres als „drehbare" (versatile) betrachten.

Wenn bei solchen „dorsifixen" Antheren aber der obere Teil gegenüber dem unteren stark in der Entwicklung zurückbleibt, dann erhalten wir „hängende" Antheren — eine Form, die meist wenig beachtet wird, die aber für das Verständnis bestimmter Antherenformen von Bedeutung ist (vgl. Fig. 1493, *V*).

Die meisten Mikrosporophylle, deren Antheren über ihre Anfangsstelle an das Filament hinauswachsen, verhalten sich wie die sog. „epipeltaten" Blätter (vgl. p. 1373 und das Schema Fig. 1309), d. h. das Auswachsen findet auf der Oberseite (der adaxialen *O* Fig. 1309) statt. Aber auch hierin findet keine Einförmigkeit statt. Denn es gibt auch „hypopeltate" Antheren. Dazu gehören namentlich die (sehr oft mißverstandenen) der Ericaceen [1]), die eine Sonderstellung einnehmen, die sich auch im Bau und der Öffnungsweise der Antheren ausspricht.

Gewöhnlich wird angegeben, daß die Antheren sich an ihrer S p i t z e mit zwei Poren öffnen. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, daß das nicht zutrifft.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt bei Erica, daß das junge Staubblatt frühzeitig sich nach der Mitte der Blüte hin einkrümmt (Fig. 1489, *I*). Seine Spitze *A*, die nach unten gekrümmt ist, bildet aber nur einen kleinen Teil der Anthere, den, welcher in der schematischen Fig. 1489, *II* schraffiert ist, und an dieser Spitze findet nicht die Öffnung der Anthere statt. Die Hauptmasse der letzteren entsteht durch einen Auswuchs auf der konvex gekrümmten Außenseite (Unterseite) des Staubblattes. Es ist das der in der Fig. 1489 im Umriß punktierte Teil. Unterhalb der Spitze dieses Auswuchses *X* findet die Öffnung der Anthere durch Poren (*p* Fig. 1489, *III*) statt. Die Anthere ist also — da der Auswuchs auf der Unterseite auftritt — hypopeltat. Zum Vergleich ist in Fig. 1489, *IV* das Schema für eine epipeltate Anthere gezeichnet. — Das Ergebnis ist in beiden Fällen ein übereinstimmendes, aber der Weg, auf dem es erreicht wurde, ist ein verschiedener. Daß das Verhalten der Ericaceenanthere mit ihrer Einkrümmung in kausalem Zusammenhang steht (Förderung der Konvexseite) kann kaum bezweifelt werden. Ebenso ist klar, daß die ursprüngliche Spitze der Anthere bei *A*, nicht bei *X* liegt —

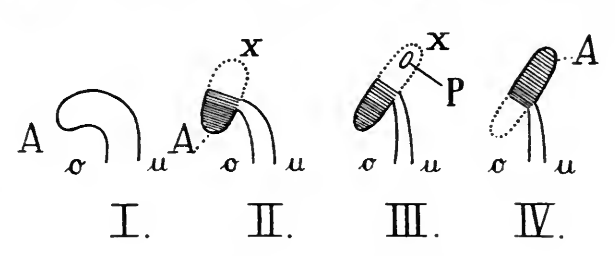


Fig. 1489. *I—III* Schema für die Antherenbildung der Ericaceen. *o* Oberseite, *u* Unterseite. Der ursprüngliche apikale Teil ist schraffiert. *A* Spitze der Anthere. *IV* Schema für Entstehung einer epipeltaten Anthere.

[1]) Vgl. ARTOPOEUS, Über den Bau und die Öffnungsreihe der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceen, Flora 92 (1903), p. 309.

es sieht nur so aus, als ob das letztere der Fall sei. Auf die anderen Eigentümlichkeiten der Ericaceenantheren kann hier nicht eingegangen werden, der Bau ihrer Mikrosporangien wird uns später beschäftigen. Erwähnt sei nur, daß bei Rhododendron, Vaccinium u. a. der (nach unten gekehrte) Spitzenteil der Anthere bedeutend mehr entwickelt ist als bei Erica.

C) In den bisher besprochenen Antheren liegen die Sporangien mit ihrer Längsachse der des Filamentes gleichgerichtet.

Es gibt aber auch solche, bei denen die Sporangien quer zum Filamente liegen (vgl. z. B. Fig. 1490, *IV*). Das kann in verschiedener Weise geschehen: bei den einen Antheren liegen die 4 Sporangien von oben (der Antherenspitze *A*) gesehen alle in Einer Ebene, bei den anderen liegen je zwei Pollensäcke über den zwei anderen (Fig. 1490, *IV*). Man wird das als durch eine „Drehung" herbeigeführt sich denken. Im ersten Falle wäre eine Aufwärtsbewegung jeder Antherenhälfte um 180° eingetreten, im zweiten eine Lagenänderung der Sporangien um 90°. Das wäre aber nur eine Umschreibung des Tatbestandes, nicht die Ermittlung des Vorganges selbst. Die Entwicklungsgeschichte wurde untersucht bei einigen Labiaten und Alchemilla. Coleus z. B. besitzt eine scheinbar schildförmige Anthere, die sich mit einem „Querriß" (Fig. 1490, *III*) öffnet (der aber in Wirklichkeit einem Längsriß entspricht). Wie kommt dieses sonderbare Gebilde zustande — kann man es von der gewöhnlichen Antherenform ableiten mit 4 längsgestellten Sporangien?

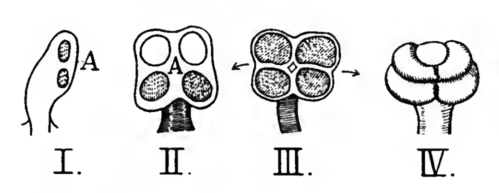


Fig. 1490. Antherenbildung. *I—III* Coleus thyrsoideus (schematisch). *IV* Pinguicula caudata. *I* Junges Staubblatt in Seitenansicht, Spitze bei *A*. *II* u. *III* ältere Anthere von oben, bei *III* deuten die Pfeile die Richtung der Öffnungsspalten an. *IV* Anthere von Pinguicula caudata mit horizontalen Mikrosporangien.

Die systematische Botanik nimmt an, solche Antheren seien „aufgespreizt" und hier habe eine Drehung der Antherenhälften um je 90° stattgefunden.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber nichts davon. Sie ist in Fig. 1490, *I* schematisch dargestellt. Das Staubblatt krümmt sich früh schon ein d. h. es wird etwas schildförmig. Nehmen wir an, daß sein Scheitel bei *A* liegt, so werden die beiden eigentlich nebeneinander liegenden Sporangien durch die Krümmung so verschoben, daß das eine über dem anderen liegt. Die reife Anthere öffnet sich mit einem einzigen Riß [1]), nicht mit zweien, so daß man glauben könnte, sie sei bisporangiat. Sie ist aber tetrasporangiat.

Der Riß erscheint als Querriß, weil er tatsächlich quer zum Filament verläuft, ist aber in Wirklichkeit ein die beiden Antherenhälften trennender Längsriß. Nur liegen eben entwicklungsgeschichtlich die beiden Mikrosporangien nicht zuerst neben und dann übereinander, sondern haben letztere Lage schon von Anfang an; die „Drehung" ist also keine im Verlauf der Einzelentwicklung unmittelbar nachgewiesene. Dazu kommt, daß beim Aufspringen die Mikrosporangien, die nicht derselben Antherenhäfte angehören, an ihren einander zugekehrten Enden sich miteinander vereinigen, so daß Ein Spalt zum Öffnen genügt.

Ähnlich verhalten sich die Antheren von Pinguicula caudata (nur daß hier

[1]) In der Richtung des Pfeiles Fig. 1490, *III*.

die Sporangien in der Querrichtung sich noch stark verlängern) und Alchemilla. Man kann sich leicht vorstellen, wie aus solchen quergestellten Pollensäcken ganz ringförmige entstehen können — es brauchen nur die die Sporangien an ihrer Spitze und ihrer Basis von einander trennenden Gewebeplatten zur Sporenbildung verwendet zu werden, dann wird eine Anthere wie die von Cyclanthera (Fig. 1450, *G*, *H*) erreicht. Es fehlt nicht an Übergangsformen von der Längsstellung zur Querstellung der Mikrosporangien, indes mag das Angeführte genügen, um zu zeigen, um welchen Vorgang es sich dabei handelt.

Es liegt kein Anzeichen dafür vor, daß es sich dabei um einen Anpassungsvorgang, der die Pollenübertragung erleichtert, handelt — freilich ist die Frage auch nicht näher geprüft worden. Jedenfalls aber können wir uns ein Bild davon machen, wie die verschiedenen Formen der Antheren zustandegekommen sind. Wir sahen, daß nicht eine Drehung der Sporangien, sondern eine Einkrümmung und Gestaltveränderung des Sporophylls — ähnlich wie bei den Ericaceen — die Abweichung von dem sonst üblichen Verhalten bedingt. Man könnte Antheren wie die von Coleus für bisporangiate („monothecische") halten — sie weisen aber, wie wir sahen, die normale Anzahl von Sporangien auf.

§ 4. Abweichung von der gewöhnlichen Zahl der Sporangien.

1. Polysporangiate Antheren.

Durch Auftreten steriler Gewebeplatten in den Sporangien kann deren Zahl vergrößert werden. Es ist das ein Vorgang, auf welchen bei Besprechung der Sporangienbildung zurückzukommen sein wird. Er findet sich (neben „normaler" Antherenbildung) in verschiedenen Familien, z. B. sind unter den Onagrariaceen bei Clarkia vier bis fünf, bei Gaura biennis sechs Teilfächer vorhanden, während Epilobium, Oenothera u. a. einfache Fächer haben. Das Vorkommen der Fächerung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen (außer den genannten Onagrariaceen auch bei Rhizophora, Viscum, Mimoseen u. a.) scheint mir darauf hinzudeuten, daß hier ein abgeleitetes, nicht ein ursprüngliches Verhalten vorliegt, dessen biologische Bedeutung wohl der der „Trabeculae" in den Isoëtessporangien entspricht (p. 1188), d. h. es wird durch die Bildung dieser sterilen Gewebeplatten die Ernährung der sporogenen Zellkomplexe erleichtert. Wir werden demgemäß diese Ausbildung namentlich in langen und breiten, massigen Antheren finden. Als Beispiel sei die Antherenbildung von Rhizophora angeführt (Fig. 1491).

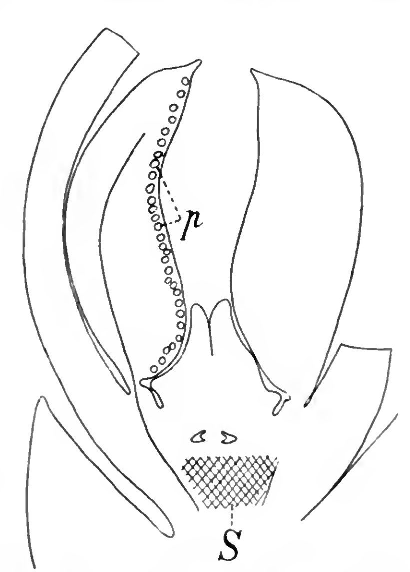


Fig. 1491. Längsschnitt durch eine Blüte von Rhizophora mucronata. In der Anthere zahlreiche kugelige Mikrosporangien (*p*). Unterhalb des Fruchtknotens ein schwammiges Gewebe (*S*), welches später von dem heranwachsenden „Samen" verdrängt wird.

Bei den Mimoseen steht die Scheidewandbildung in den Antheren damit in Zusammenhang, daß in jedem der Teilsporangien Ein Polli-

nium gebildet wird. So ist z. B. die kleine Anthere von Calliandra tetragona (Fig. 1492) mit 8 Sporangien versehen, auf deren „Pollinien" bei Besprechung der Pollenbildung zurückzukommen sein wird.

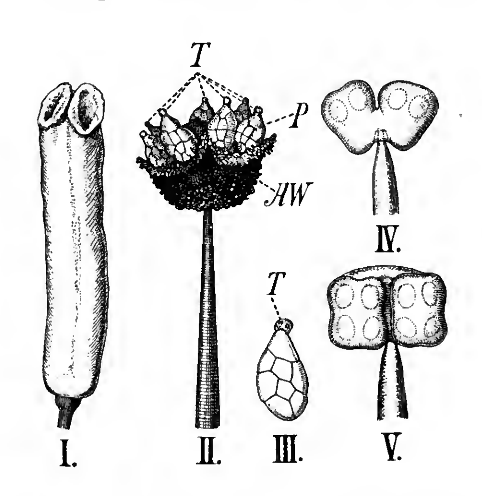


Fig. 1492. *I* Staubblatt von Ochna multiflora mit Porenöffnung. *II—V* Calliandra tetragona, Antheren- und Pollinienbildung. In jeder Antherenhälfte bilden sich vier Pollinien, jedes in einem besonderen Fach der Anthere und jedes an der Basis mit einem Klebkörper *T* versehen, der in der geöffneten Anthere (*II*) nach außen gekehrt ist und so die Anklebung an einen Insektenkörper ermöglicht.

Die, welche die Mikrosporangien oder Angiospermen als aus „Synangien" (ähnlich denen der Marattiaceen) hervorgegangen betrachten, könnten das Auftreten von Teilsporangien als Rückschlag (oder Überbleibsel) des ursprünglichen Verhaltens ansehen. Tatsächlich kommt auch ein Fertilwerden, ursprünglich sterilen (d. h. nicht pollenbildenden) Gewebes in manchen Antheren vor.

2. Verminderung von Sporangien durch „Zusammenfließen".

Das „Zusammenfließen" von Sporangien haben wir bei den Gymnospermen für Juniperus kennen gelernt. Daß dieser Vorgang auch bei Angiospermen sich findet, ist um so weniger auffallend, als hier die Sporangien viel weniger selbständig hervortreten, als bei jenen. Es kann das „Zusammenfließen" zustande kommen entweder durch nachträgliche Verdrängung von sterilem Gewebe oder dadurch, daß an Stellen, wo sonst steriles Gewebe auftritt, fertiles sich bildet. Dieser Vorgang findet bei Orchideen, wie Stanhopea, Gongora, Trichopilia statt. Er wurde oben vermutungsweise auch für das Zustandekommen der merkwürdigen Antheren von Cyclanthera angenommen. Es ist nicht gut möglich diese (wie das Eichler tat) aus der Verschmelzung von fünf Antheren abzuleiten, wenn man nicht recht verwickelte Verwachsungserscheinungen und sonstige Änderungen annehmen will. Wahrscheinlicher ist die Ansicht Van Tieghem's [1]), daß von den fünf Staubblättern vier vollständig fehlschlugen. Das Eine übrig bleibende nimmt dann den Blütenvegetationspunkt in Anspruch. Seine zwei Pollensäcke sind quer gestellt und fließen zu zwei ringförmigen Sporangien zusammen.

Besonders merkwürdig ist das Verhalten von Najas. Die einzelnen Arten dieser monokokylen Wasserpflanzengattung verhalten sich sehr verschieden. Najas major hat eine gewöhnliche, d. h. tetrasporangiate Anthere, ebenso die verwandte Zannichellia. Najas minor, flexilis u. a. dagegen haben einfächerige Antheren. Diese gehen aus dem Ende der Blütenachse hervor und bilden ihr sporogenes Gewebe im Zentrum der Antheren aus [2]). Da keine Übergangsformen bekannt sind, läßt sich nicht sagen, ob diese „einfächerigen" Antheren aus vierfächerigen hervorgegangen sind durch Umwandlung des sonst sterilen Gewebes in fertiles

[1]) Journal de botanique 1903, p. 322.

[2]) Betr. Najas flexilis, vgl. D. H. Campbell, The morphological study of Najas and Zannichellia. Contrib. to biology from the Hopkins seaside laboratory of the Leland Stanford University, XI, 1897.

oder dadurch, daß nur Ein Fach von vieren übrig geblieben ist. Wahrscheinlicher erscheint die erste Annahme — aber es können auch beide Vorgänge zusammen eintreten. Das ist der Fall bei Piper Betel [1]). Diese Pflanze hat teils normale, tetrasporangiate Antheren, teils solche in denen 1—3 Sporangien unterdrückt sind (auch ganz sterile kommen vor). Aber es kann auch ein Fertilwerden, sonst steriler Gewebeteile der Anthere eintreten, also wenn man will, eine „kongenitale" Verschmelzung von Sporangien.

Es ist bezeichnend, daß solche Ausnahmefälle sich finden bei Pflanzen, die wir mit gutem Grunde beide als stark reduzierte betrachten können. Wir trafen dieses Fertilwerden sonst steriler Zellen auch bei starkreduzierten Moosen wie Archidium. Auch die Lebensgeschichte der einzelnen Zellen ist, wie wir daraus sehen, nicht bei allen Angehörigen einer Gruppe eine ein für allemal voraus bestimmte — vielmehr kann sie abgeändert werden. Die Einflüsse, die das bedingen, kennen wir nicht. Aber wir können den Vorgang als einen vom „normalen" abgeleiteten auffassen. Wenn alle Angiospermen außer Najas flexilis ausgestorben wären, würde die Anthere als Ein aus dem Ende der Sproßachse hervorgegangenes Sporangium betrachtet und dem Sporogon der Moose verglichen werden. Das mahnt zur Vorsicht auch bei der Deutung so höchst interessanter Formen, wie die vor kurzem entdeckte Rhynia — möglich, daß sie eine sehr primitive, möglich auch, daß sie eine stark abgeleitete war!

3. Verminderung der Sporangienzahl durch Verkümmerung.

Schon bei Najas und Piper wurde darauf hingewiesen, daß die Zahl der Mikrosporangien durch Vereinigung oder Verkümmerung einzelner verringert werden kann. Den letztgenannten Vorgang haben wir jetzt näher zu betrachten. Am leichtesten nachweisbar ist er, wenn ein und dieselbe Pflanze Blüten mit normalen tetrasporangiaten Antheren und solche mit einer geringeren Zahl von Mikrosporangien in den Antheren hervorbringt. Das ist der Fall bei manchen Pflanzen, welche einerseits normale, sich öffnende (chasmogame), andererseits sich nicht öffnende kleistogame [2]) hervorbringen. Die ersteren haben noch normale tetrasporangiate Antheren, letztere zeigen z. B. bei Viola-Arten alle Übergänge von der Vierzahl bis zur Einzahl der Sporangien. Es sei an die für Cardamine chenopodifolia angeführte Antherenreduktion erinnert (Fig. 1471).

Besonders häufig treffen wir bisporangiate Antheren, an. Es können diese entweder durch Verschwinden von zwei seitlichen oder von zwei vorderen (bzw. hinteren) Mikrosporangien zustande kommen — also eine laterale oder eine faciale Reduktion der Antheren. Solche halben Antheren kommen bei Dikotylen wie bei Monokotylen vor. Von ersteren seien genannt eine Anzahl Amarantaceen z. B. Gomphrena, Asclepiadaceen, Cucurbitaceen (vgl. Fig. 1480), Epacrideen, Scrophulariaceen.

Als Beispiele seien einige Scrophulariaceen genannt [3]).

---

[1]) D. S. Johnson, Studies in the development of the Piperaceae. 1. The suppression and extension of sporogenous tissue in the flower of Piper Betel L. var. monoicum C. DC.

[2]) Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralblatt 1903.

[3]) Vgl. Van Tieghem, Structure de l'étamine chez les Scrophulariaceés. Ann. des scienc. nat., VIII. série, t. 17, 1903. Die dort gemachte Annahme, daß halbe Antheren nur bei dorsiventralen Blüten vorkommen, ist, wie schon die Cucurbitaceen zeigen, nicht zutreffend.

Fig. 1493, *I* und *II* zeigt z. B. die Antherenbildung von Scrophularia nodosa. Es sind nur zwei Pollensäcke vorhanden, diese aber wie Fig. 1493, *II* zeigt, quer zum Filament gelagert. Es kann sich entweder um eine lateral „halbierte" Anthere handeln, die sich dann sozusagen quer zum Filament gelagert hat, oder (und das erscheint wahrscheinlicher) es liegt

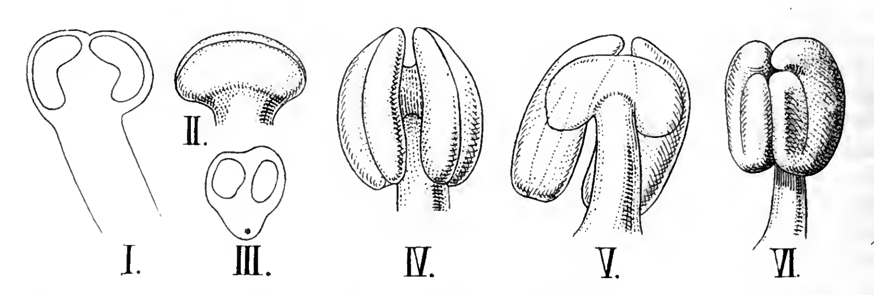


Fig 1493. Antherenbildung. *I* und *II* von Scrophularia nodosa. *I* im Längsschnitt, *II* in Außenansicht (nur zwei Sporangien vorhanden). *III* Querschnitt einer Anthere von Striga *sp.* *IV* und *V* Gratiola officinalis mit hängenden (tetrasporangiaten) Antheren. *VI* Linaria striata.

ein ähnlicher Vorgang vor, wie wir ihn oben für einige Labiaten angeführt haben, die „quergestellte" Mikrosporangien besitzen, die sich bei der Reife vereinigen. Wenn eine solche Vereinigung an der dem Konnektiv entsprechenden Stelle der Anthere von vornherein stattfindet, würden wir auch eine bisporangiate Anthere erhalten.

Die Entwicklungsgeschichte, soweit ich sie bei Scrophularia vernalis verfolgte, scheint mir für diese Auffassung zu sprechen.

Bei den kleistogamen Blüten tritt deutlich hervor, daß die Verkümmerung einer Anzahl von Mikrosporangien bedingt ist durch eine Verminderung der Blütenernährung, womit freilich noch kein Einblick in die Einzelvorgänge gegeben ist.

Wir werden bei nicht kleistogamen Blüten Ähnliches annehmen dürfen.

Bei den Labiaten tritt das besonders klar hervor.

Aber das Verhalten ist ein merkwürdig mannigfaltiges, namentlich dadurch, daß bald — und das ist der häufigere Fall — die Oberseite, bald die Unterseite des Androeceums die geförderte sein kann. Im ersteren Fall macht sich, da in der Blumenkrone der betreffenden Formen die Unterseite die geförderte ist, ein ähnlicher „Umschlag" (der Plus- und der Minusseite) geltend, wie er p. 291 angeführt wurde.

Für die halben Antheren der Labiaten gilt als Regel, daß die verkümmerten Hälften stets nach der Minusseite hin fallen, nur können in Einer Blüte zwei Minusseiten vorhanden sein.

Am einfachsten liegt die Sache bei Salvia — die oberen zwei Staubblätter sind zu Staminodien verkümmert (bei Anisomeles aber bisporangiat), die unteren sind halb — die beiden Sporangien jedes Staubblattes sind der Unterseite zugekehrt, die verkümmerten der Minusseite der Blüte.

Bei Scutellaria (untersucht wurde Sc. violacea) sind die oberen zwei Staubblätter tetrasporangiat, die unteren beiden bisporangiat. Hier ist also im Androeceum die O b e r seite die geförderte. Das spricht sich aus einerseits in der Vollständigkeit der zwei oberen Staubblätter, andererseits darin, daß bei den beiden unteren Staubblättern jeweils die nach o b e n gekehrten Hälften übrig blieben. Daß diese Blüte denen der meisten übrigen Labiaten

gegenüber eine invers dorsiventrale ist[1]), zeigt der Vergleich mit Westringia rosmarinifolia und Salvia. Bei ersterer ist das obere Staubblattpaar bisporangiat, aber jeweils die untere Antherenhälfte entwickelt, das untere geförderte (oder vielmehr nicht geminderte) Staubblattpaar ist tetrasporangiat. Bei Salvia ist, wie erwähnt, nur das untere Staubblattpaar noch fertil[2]), und an jedem der bisporangiaten Staubblätter ist die untere Antherenhälfte fertil.

Die Beziehungen der Verminderung der Sporangienzahl zur Gesamtsymmetrie der Blüte treten also deutlich — aber nicht bei allen Labiaten in derselben Anordnung — hervor.

Dasselbe gilt auch für die Scrophulariaceen. Da es sich auch in den dorsiventralen Blüten um Hypo- und Epitrophie handelt, so tritt bei ihnen der Einfluß der Ernährung auf die Minderung der Sporangienzahl kaum weniger deutlich hervor, als bei den kleistogamen Blüten.

Wenn wir nach sonstigen Beziehungen für die Reduktion der Sporangienzahl fragen, so ist zunächst zu betonen, daß diese, da sie eine Verminderung der Mikrosporenzahl bedingt, nur dort ohne Nachteil wird eintreten können, wo die Befruchtung auch mit einer geringeren Mikrosporenzahl gesichert ist. Das tritt bei den kleistogamen Blüten besonders auffallend hervor, auch bei den Asclepiadaceen, die durch ihre Pollinien besondere Einrichtungen zur Pollenübertragung besitzen. Bei anderen Pflanzen wie manchen Amarantaceen wird eben offenbar so viel Pollen gebildet, daß zur normalen Bestäubung auch die Hälfte genügt. Daß aber nicht etwa die „Nichtbenutzung" des Pollens notwendig zur Verkümmerung führt, sehen wir z. B. bei dem apogamen Taraxacum, das seine Antheren ganz wie andere Pflanzen ausbildet, obwohl keine Befruchtung mehr stattfindet und auch in den kleistogamen Blüten tritt noch eine Überproduktion von Pollen ein.

§ 5. Ungleichheit der Staubblätter innerhalb einer Blüte.

In den primitiven Blüten der Gymnospermen und auch in denen vieler Angiospermen sind die Staubblätter einer Blüte (abgesehen von den Verkümmerungen, die im oberen oder unteren Teil der Blüten eintreten können) alle untereinander gleich. Doch kommt schon in den männlichen Blütenkolben von Cycadeen ein Sterilwerden an Staubblättern vor (p. 1501), die dann nur noch zum Abschluß der Blüten im Knospenzustand dienen[3]), ähnlich wie der „annulus" der Equisetumblüten.

In den Blüten der Angiospermen dagegen tritt ein Ungleichartigwerden der Staubblätter — auch abgesehen von den oben für die Labiaten angeführten Beispielen — nicht selten auf — und zwar in verschiedenem Grade. Entweder wird der Sporophyllcharakter noch beibehalten oder die Staubblätter werden ganz oder teilweise steril, und treten dann entweder nur als „Staminodien", als Nektarienbehälter oder als Blumenblätter auf. Demnach ist die folgende Einteilung getroffen, die aber selbstverständlich keine scharfe sein kann.

1. Ungleichartige Staubblätter, die aber alle noch wirksamen Pollen hervorbringen.

Die Ungleichheit kann in einer Größenverschiedenheit oder in anderen Merkmalen bestehen. Wir finden sie vor allem (aber nicht ausschließlich) in dorsiventralen Blüten, in welchen, wie wir schon bei Labiaten und Scrophu-

[1]) Vgl. Ergänzungsband p. 238.
[2]) Das obere ist staminodial.
[3]) 1. Aufl.

lariaceen sahen, diese Ungleichartigkeit deutlich mit der Dorsiventralität in Verbindung steht. Größere Verschiedenheiten finden sich z. B. bei Verbascum Thapsus u. a., bei welcher von 5 Staubblättern 2 unbehaarte, 3 behaarte Filamente besitzen.

Beträchtlich größer ist der Unterschied z. B. bei manchen Commelinaceen.

Auch bei ihnen tritt der Zusammenhang der Gestaltverschiedenheit der Staubblätter mit der Dorsiventralität der Blüten deutlich hervor. Die Blüten von Comm. benghalensis z. B. haben dreierlei Staubblätter. Drei auf der Oberseite der Blüte gelegene sind der Hauptsache nach Staminodien, die wohl mit als „Schauapparat" funktionieren. Die Pollenfächer sind äußerst reduziert, sie bringen zwar noch etwas Pollen hervor, indes ist nicht wahrscheinlich, daß dieser bei der Bestäubung mitwirkt. Das Konnektiv hat vier lebhaft gelb gefärbte Auswüchse, die man bei oberflächlicher Betrachtung für sterile Pollensäcke halten könnte (Fig. 1494).

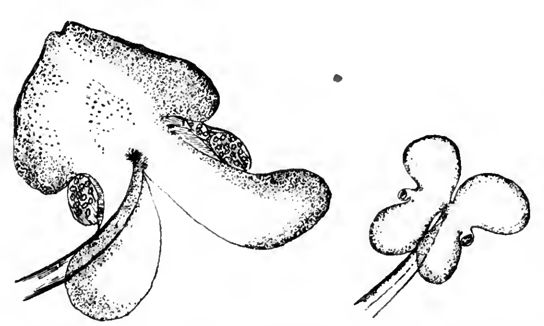


Fig. 1494. Staminodien *1* von Commelina coelestis, *2* von C. Sellowina nach Clark. Vergr. Die Mikrosporangien sind nur noch in Resten vorhanden.

Die drei unteren Staubblätter sind fertil, aber untereinander verschieden. Das mediane hat einen gelb gefärbten Staubbeutel und gelben Pollen. Durch seine Konnektivauswüchse nähert es sich der Gestaltung der oberen Staubblätter, nur daß es noch eine große Anthere hat. Die beiden seitlichen Staubblätter haben blaue Filamente, blaue Antheren und weißen Pollen, der sonst mit dem gelben übereinstimmt. Es ist möglich aber nicht wahrscheinlich, daß die Verschiedenheit der Pollenfärbung eine biologische Bedeutung hat. Ähnliche Verschiedenheiten finden sich bei den dorsiventralen Blüten der Pontederiacee Heteranthera reniformis. Der Pollen der beiden unteren seitlichen Staubblätter ist gelb, der des größeren mittleren weiß. Auch hier liegt die Beziehung zur Dorsiventralität der Blüte klar. — Andere Beispiele wie die mancher Melastomaceen-Blüten mögen um so mehr unerwähnt bleiben, als die bis jetzt versuchten biologischen Deutungen für die Ungleichheit der Staubblätter ganz unsicher sind.

Handelte es sich in den bis jetzt besprochenen Fällen um Ungleichheiten der Staubblätter, welche mit der Dorsiventralität der Blüten im Zusammenhang stehen, so sei noch ein Beispiel dafür angeführt, daß die verschiedene Höhe, in welcher die Mikrosporophylle an der Blütenachse stehen, auf ihre Ausbildung von Einfluß ist. Wir lassen dabei die Fälle von Verkümmerung, wie wir sie z. B. bei den inneren Staubblättern der Lauraceen sind, außer Betracht.

Erwähnt sei das Verhalten von Mucuna pruriens, Arachis hypogaea u. a. Von den zwei Staubblattkreisen ist (von den zehn Staubblättern sind neun verwachsen) ist der äußere anders ausgebildet als der innere. Die äußeren Staubblätter haben lange basifixe Antheren mit kurzem Filament, die inneren kurze mit dickerem längerem Filament. Wir können wohl die inneren als Hemmungsbildungen gegenüber den äußeren betrachten. Die

kausalen wie die etwaigen biologischen Beziehungen dieses Falles sind freilich ganz dunkel.

§ 6. Umgebildete Staubblätter.

Daß die Mikrosporophylle ihre Gestalt und Funktion ändern können, ist mehrfach schon erwähnt worden — es sei nur an die Honigblätter der Ranunculaceen (p. 1389), die gefüllten Blüten von Neptunia plena, die Staminodien von Commelinaceae erinnert.

Nicht von einer Umbildung, sondern von einer Nebenfunktion werden wir sprechen können, wenn die Sporophylle neben der Produktion von Mikrosporen auch sonst indirekt bei der Pollenübertragung beteiligt sind. Das ist, wenngleich nicht experimentell erwiesen, so doch wahrscheinlich für die lebhaft gefärbten Sporophylle.

Bei manchen Blüten können die Filamente durch ihre lebhafte Färbung die Auffälligkeit der Blüten erhöhen (z. B. bei Myrtaceen wie Callistemon, Eucalyptus u. a., Tiliaceen wie Sparmannia, Leguminosen wie Acacia, Calliandra u. a.). Von Monokotylen seien wenige Beispiele angeführt, in welchen die Filamente sozusagen besondere Anstrengungen machen. Bei Dianella cordifolia Fig. 1495, *I* sind sie oben keulenförmig angeschwollen und mit gelben Papillen besetzt, bei Arthropodium ist das Filament nicht nur in seinem oberen Teil behaart, sondern hat unten noch zwei gelbe behaarte Fortsätze.

I. II. III.

Fig. 1495. Beispiele von Staubblättern, die als Schauapparate dienen. *I* Dianella cordifolia; Filament keulenartig angeschwollen mit gelben Papillen besetzt. *II* Arthropodium cirrhatum (Liliaceae), Filament mit violetten Haaren und zwei Fortsätzen, die mit gelb gefärbten Haaren besetzt sind. *III* Staubblatt einer unbestimmten Monokotyle, Filament oben verdickt und mit zwei basalen Fortsätzen versehen.

Das Auftreten von Nektarien an Filamenten und Antheren soll an anderer Stelle besprochen werden. Es wird dort gezeigt werden, daß die Nektarientragenden Staubblätter zu Staminodien reduziert werden können, denen man ihre Herkunft nicht mehr ansehen würde, wenn nicht der Vergleich sie erkennen ließe.

Manche Staminodien sind wohl ganz funktionslos geworden. Es sei noch ein besonders merkwürdiger Fall erwähnt, der zeigt, wie steril gewordene Staubblätter — also Staminodien — eine ungewöhnliche Funktion übernehmen können.

Die Blüten der Urticifloren sind getrenntgeschlechtig. In den weiblichen Blüten sind bei manchen noch Staminodien nachweisbar.

Diese haben bei Pilea und Elatostemma eine Ausbildung zu Schleuderorganen für die Frucht erfahren [1]).

In Fig. 1496 ist eine Frucht von Pilea stipulosa abgebildet. Unter ihr befinden sich — den drei Perigonblättern *p* gegenüber — 3 flache, fleischige nach innen gekrümmte Körper *S*. Diese sind stark gespannt und suchen sich gerade zu strecken, woran sie durch die Frucht, unter die sie herabgebogen sind, zunächst verhindert werden. Wenn sie diesen Widerstand (dadurch daß die Frucht sich ablöst) überwunden haben und

---

[1]) Goebel, Schleuderfrüchte bei Urticifloren. Flora 108, 1915, p. 327.

sich gerade strecken, so schleudern sie die Frucht auf mehrere Meter Abstand fort (Fig. 1496, *II*). Es sind Staminodien, die zur Blütezeit noch klein sind, dann nach der Befruchtung stark heranwachsen und als Schleuderorgane dienen. Da die normalen Staubblätter auch in der Knospenlage eingekrümmt sind und später den Pollen wegschleudern, so

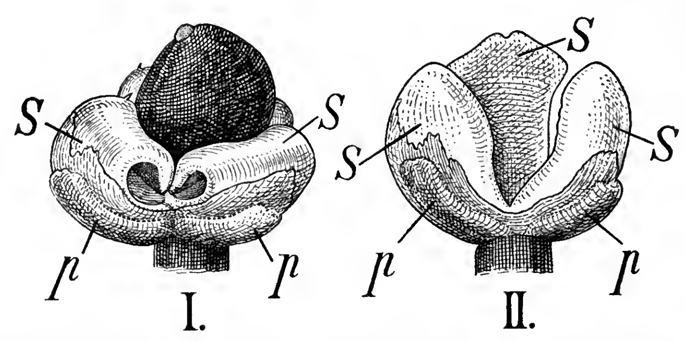


Fig. 1496. Pilea stipulosa Miqu. *I* Frucht (dunkel gehalten) mit Schleuderorganen *S* und Perigonblättern *p*. *II* Nach Abschleuderung der Frucht, Schleuderorgane gerade gestreckt.

wird hier also diese Fähigkeit zur Fruchtverbreitung ausgenützt. Die Weiterentwicklung der zur Blütezeit noch verhältnismäßig kleinen Staminodien ist an denselben Reiz gebunden wie die Weiterentwicklung des Fruchtknotens zur Frucht. Ganz ähnlich ist es bei Elatostemma, nur erhalten hier die Früchte noch einen Stiel, der die zunächst in die kuchenförmige Infloreszenz eingesenkten Blüten hervorhebt und die Abschleuderung erleichtert.

Viertes Kapitel.

Das Gynaeceum.

Erster Teil.

Der Aufbau des Gynaeceums.

§ 1. Allgemeines.

Die Bildung eines geschlossenen Gehäuses, in welchem die Samenanlagen und später die Samen eingeschlossen sind, ist, wie p. 1557 erwähnt, für die Gruppe der Angiospermen bezeichnend. Wenn auch bei Gymnospermen z. B. bei Juniperus die Samen in ein solches Gehäuse eingeschlossen sind, so geschieht das doch erst nach der Bestäubung — ursprünglich liegen auch hier die Mikropylen frei zutage. Da das bei den Angiospermen nie der Fall ist, werden wir also an dem die Samenanlagen einschließenden Gehäuse Einrichtungen zum Fang, zum Festhalten und zur Keimung der Mikrosporen und zur Leitung der von ihnen gebildeten Pollenschläuche erwarten können.

Schon eine flüchtige Betrachtung zeigt, daß diese viel mannigfaltiger sind, als die, welche wir an den Mikropylen der Gymnospermen antrafen.

Namentlich ist die Ausbildung der „Narben“, vor allem bei den Pflanzen, bei denen die Pollenübertragung durch Tiere erfolgt, vielfach eine sehr eigenartige und mannigfaltige.

Für die unten zu erörternde Frage nach dem Zustandekommen des Gehäuses ist es von Interesse anzuführen, daß es zwar bei den meisten Angiospermen nach außen abgeschlossen ist. Aber es gibt doch solche mit mehr oder minder großen Öffnungen: so finden sich solche bei Reseda und der Violacee Anchietia. Diese Öffnungen entstehen dadurch, daß die Verwachsung der Fruchtblätter, welche das Gehäuse bilden, eine unvollständige war. Bei anderen tritt postfloral eine Trennung an den Verwachsungsstellen auf.

Was die Terminologie betrifft, so wird es wohl am einfachsten sein den alten Namen „Pistill“ oder Stempel beizubehalten, obwohl das Gehäuse keineswegs immer einer Reibkeule (Pistillum) oder einem Stempel gleicht. Sein wichtiger Teil ist der die Samenanlage einschließende Fruchtknoten (eine Bezeichnung, die auch für das ganze Pistill gebraucht wird), die Narbe und der Griffel. Teile, deren Bedeutung hervorzuheben nicht nötig ist.

Die Fragen, die im folgenden zu behandeln sind, lauten:

1. Wie kommt das Gynaeceum zustande?
2. In welcher Beziehung stehen bei ihm Gestalt und Funktion?
3. Wie verändert es sich nach der Befruchtung?

§ 2. Einleitung.

1. Wenn wir die Versuche, die erste Frage zu beantworten verfolgen, so fällt eine Verschiedenheit der Anschauungen auf, die auf eine Verschiedenheit der angewandten Methoden zurückzuführen ist.

Die vergleichende Morphologie [1]) suchte, ausgehend von dem Verhalten der Cykadeen, bei denen die freien Makrosporophylle die Samenanlagen tragen und mit Benutzung der „Vergrünungen“ bei Angiospermenblüten (vgl. p. 330), bei denen an Stelle des Gynaeceums vielfach ein oder mehrere Laubblätter mit verkümmerten Samenanlagen auftreten, das Gynaeceum als l e d i g l i c h durch Verwachsung von Blättern (Makrosporophyllen = Karpellen oder Karpiden) zustandegekommen zu erweisen.

Diese im wesentlichen schon von R. Brown vertretene Anschauung wird gestützt durch den Vergleich der Makrosporophylle (Fruchtblätter) mit den Mikrosporophyllen (Staubblättern). Bei letzteren entspringen in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle zweifellos die Mikrosporangien aus dem Sporophyll — die wenigen Fälle, in denen es anders zu sein schien, erwiesen sich als abgeleitete (vgl. p. 1564). Bei den Pteridophyten kann nur bei Selaginella ein Zweifel darüber bestehen, ob die Sporangien blattbürtig sind oder nicht. Es erscheint also von vornherein als wahrscheinlich, daß das auch bei den Makrosporangien der Angiospermen der Fall sein würde.

Das tritt in manchen Fällen auch ohne weiteres deutlich hervor. In anderen aber liegen die Verhältnisse nicht so einfach. Denn in den Blüten herrschen, bedingt vor allem durch das begrenzte Wachstum des Vegetationspunktes oft andere Beziehungen zwischen den Blattgebilden und der Sproßachse (Blütenachse) als an den vegetativen Sprossen.

[1]) Vgl. besonders: Celakovsky, Vergl. Darstellung der Placenten im Fruchtknoten der Phanerogamen. Abh. der K. böhm. Ges. d. Wiss. 1876 und Epilog zu meiner Schrift über die Placenten der Angiospermen. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-nat. Klasse 1899.

Gynaeceen, deren Aufbau aus deutlich von der Sproßachse abgegliederten Blattorganen leicht erkennbar ist, treffen wir z. B. bei den Helleboreen. Wenn wir uns ein Makrosporophyll von Cycas nach der Oberseite hin eingebogen und mit seinen Rändern verwachsen denken, würden wir im wesentlichen ein Pistill von Helleborus erhalten. Auch sonst läßt sich eine Verwachsung der Fruchtblätter oft noch deutlich wahrnehmen (vgl. z. B. Fig. 1498).

Dabei ist es nicht auffallend, wenn die oben angenommene Einbiegung der Fruchtblätter nicht im Verlauf der Einzelentwicklung nachweisbar ist, sondern die Fruchtblattränder einander von Anfang an genähert sind. Auch viele Laubblätter sind ja in der Knospenanlage eingebogen und entfalten sich erst später. Die Fruchtblätter haben dann eben die Verwachsung schon in der Knospenanlage eintreten lassen.

Aber oft ist — sei es in einzelnen Teilen des Gehäuses oder im ganzen — von einer im Verlauf der Einzelentwicklung stattfindenden Verwachsung der Fruchtblattränder nichts zu bemerken — selbst die Zugehörigkeit der Makrosporangien zu den Fruchtblättern tritt oft nicht hervor. Sie entspringen z. B. bei Polygonaceen, Urticifloren, Chenopodiaceen anscheinend dem Scheitel des Blütenvegetationspunktes und Payer glaubte, die Gewebeteile, welche den Makrosporangien den Ursprung geben (die Placenten), allgemein als Achsenorgane auffassen zu sollen.

In Wirklichkeit aber liegt kein Grund zu einer Verschiedenheit der Auffassungen vor. Man darf nicht vergessen, daß an einem Vegetationspunkt begrenzten Wachstums, wie ein Blütenvegetationspunkt es ist, andere Beziehungen zwischen „Achse" und Blattorganen vorliegen, als an vegetativen Sprossen.

Das Areal eines Blütenvegetationspunktes ist — wenigstens von einem bestimmten Zeitpunkt ab, sozusagen aufgeteilt und auch der Scheitel kann vollständig zur Entwicklung Eines oder mehrerer Blattorgane in Anspruch genommen werden. Damit ist dann oft eine Änderung der rein örtlichen Beziehungen gegeben. Ein Makrosporangium kann z. B. „terminal" am Blütenvegetationspunkt entstehen und doch nicht der Achse, sondern einem Fruchtblatt angehören.

Das ist nicht das Ergebnis der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtung, sondern eine Deutung. Jede solche Deutung muß natürlich den wahrnehmbaren Tatsachen sich anschmiegen. Aber die bloße Beschreibung der Tatsachen genügt nicht, zumal nur ein ganz kleiner Teil der wirklich stattfindenden Vorgänge für uns derzeit erkennbar ist. Was wir anstreben ist: uns durch Vergleichung der beobachteten Erscheinungen ein Bild davon zu machen wie sie zustande gekommen sind. Dazu müssen wir sie in Reihen anordnen. Darüber, was in einer solchen Reihe an den Anfang und was an das Ende gehört, wird nicht immer Übereinstimmung bestehen. Der Verf. hat seiner Auffassung, daß wir der Hauptsache nach nur Reduktionsreihen aufstellen können, auch in diesem Buche wiederholt Ausdruck gegeben. Die Reduktion aber spricht sich vielfach darin aus, daß in der Entwicklung Abkürzungen auftreten, daß also z. B. „verwachsene" Teile schon von Anfang an zusammenhängen und daß, bildlich gesprochen, die zu erreichende Gestaltung auf dem kürzesten Wege „angestrebt", nicht aber der ganze ursprüngliche Entwicklungsgang wiederholt wird. Der Vergleich ermöglicht einzusehen, wie die „Abkürzung" zustande kam.

Es sei hier nochmals an die oben besprochenen Mikrosporangien von Juniperus erinnert, die, ursprünglich deutlich blattbürtig, schließlich am Ende der Blüte unter Reduktion des Sporophylls für die unmittel-

bare Beobachtung „achsenbürtig“ werden. Wir haben zwar noch einen Rest des Sporophylls als vorhanden angenommen, aber es wäre wenig geändert, wenn auch er verschwände, und das Sporangium direkt aus der Blütenachse entspringen würde. Was uns in diesem Falle von Wert ist, ist nicht die Tatsache, daß das Sporangium sonst an einem Sporophyll, hier an der Blütenachse entspringt, sondern die Verfolgung des Weges, auf welchem dieser Vorgang zustande gekommen ist. Früher hat man blattbürtige und achsenbürtige Organe als solche verschiedenen „morphologischen Wertes“ betrachtet und deshalb Organen, die sich durch ihre sonstigen Eigenschaften als offenbar gleichartig erwiesen, auch denselben Entstehungsort zu retten gesucht. Für uns ist der letztere, wie mehrfach ausgeführt wurde, nicht entscheidend. Wie alles andere kann auch er sich ändern. Was wir ermitteln können, ist die Art und Weise, **wie** die Änderung vor sich gegangen ist, und (was die viel schwierigere, aber auch viel reizvollere Aufgabe ist) die **Bedingungen**, unter denen sie sich vollzogen hat.

Bei Juniperus lag, wie wir sahen, eine Abkürzung in der Entwicklung vor. Solche Abkürzungen finden sich, und zwar in sehr weitgehendem Maße auch bei dem Aufbau des Angiospermen-Gynaeceums.

Die Abkürzungen, welche wir bei der Bildung der Fruchtknoten wahrnehmen können, sind namentlich folgende:

a) Die Abgliederung von Achse und Blatt wird, in verschiedenen Abstufungen eine weniger scharfe, bedingt namentlich auch dadurch, daß das Areal des Blütenvegetationspunktes durch die Fruchtblätter oft ganz aufgebraucht wird.

b) „Verwachsene“ Teile treten von Anfang an miteinander in Zusammenhang auf, statt nachträglich zu verschmelzen.

c) Dies gilt nicht nur für den Zusammenhang mehrerer Fruchtblätter unter sich, sondern auch für jedes einzelne Fruchtblatt selbst. Das Gehäuse, welches dieses zu bilden hat, kommt verhältnismäßig selten ganz durch die Vereinigung ursprünglich freier Ränder zustande. Viel häufiger ist, daß das Fruchtblatt einem schildförmigen Blatte ähnlich sich entwickelt, nur unter Wegfall des Stieles, d. h. es tritt auf der Oberseite des Fruchtblattes eine Einsenkung auf (etwa wie bei der Bildung eines Schlauchblattes einer Sarracenia u. a.), die sich vertieft. Der eine, der

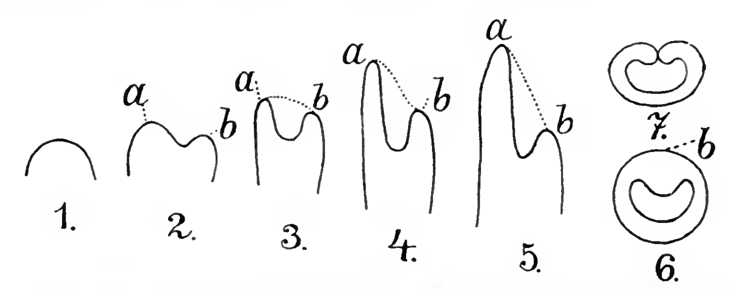


Fig. 1497. Schema für die Fruchtblattentwicklung mancher Angiospermen (mit Sohlenbildung). *1—5* im Längsschnitt, *6* u. *7* im Querschnitt. *a* Spitze des Fruchtblattes, *6* dessen Sohle, *7* ist weiter oben als *6* und zeigt die Verwachsung der Ränder.

Spitze des Fruchtblattes entsprechende Teil (*a* Fig. 1497) wächst dabei meist stärker, er bildet den Griffel (wo ein solcher vorhanden ist) und die Narbe. Der andere kann als die „Sohle“ des Fruchtblattes bezeichnet werden. Er setzt sich in die Fruchtblattränder nach oben fort und ist

dadurch entstanden, daß die Fruchtblattränder hier sich nicht voneinander gesondert haben. Hier findet namentlich, wo die Zahl der Samenanlagen eine reduzierte ist, mit Vorliebe deren Bildung statt. Die Samenanlagen kommen dadurch sofort in ein Gehäuse. Wenn hier nur eine Samenanlage sich befindet, pflegt sie Medianstellung einzunehmen, während weiter oben die Fruchtblattränder die Ursprungsstellen sind.

§ 3. Stellung des Gynaeceums in der Blüte.

Das Gynaeceum bildet ursprünglich das Schlußgebilde der Blüte. Es behält diese Stellung bei den „hypogynen" Blüten, bei perigynen und namentlich bei epigynen Blüten wird sie mehr oder minder frühzeitig verändert. Entwicklungsgeschichte und Vergleich zeigen uns, wie dieser Vorgang zustande kommt, und daß keinerlei wesentliche Differenz im Aufbau des Gynaeceums hypogyner und epigyner Blüten besteht. Auch Übergangsformen zwischen den verschiedenen Anordnungsarten sind bekannt.

Zur Terminologie sei noch folgendes bemerkt: Die auf die Zahl der Fruchtblätter bezüglichen Ausdrücke monomer, dimer, polymer erklären sich ohne weiteres. Was das gegenseitige Verhalten der Fruchtblätter anbelangt, so unterscheidet man jetzt meist nur apokarpe Gynäceen (bei welchen die einzelnen Fruchtblätter nicht miteinander verwachsen sind) und synkarpe, bei denen zwei oder mehr Fruchtblätter sich zur Bildung eines Fruchtknotens vereinigen. Es scheint mir aber zweckmäßig, auch den von Grisebach vorgeschlagenen Ausdruck „parakarp" beizubehalten. Darunter sind Fruchtknoten zu verstehen, deren Fruchtblätter nur mit den Rändern verwachsen (ihre gegenseitige Lage entspricht der „klappigen" Knospenlage), während bei synkarpen Gynäceen die Verwachsung auch (bildlich gesprochen) auf der Fläche, und zwar der Außenfläche der Fruchtblätter erfolgt. Parakarp sind z. B. die unten zu besprechenden Gynäceen von Dionaea und Primula.

Die Placentation. Die Stellen des Fruchtknotens, an denen die Samenanlagen entspringen, treten vielfach durch ihre besondere Ausbildung, namentlich oft durch ihre Anschwellung hervor. Bei solchen Fruchtknoten, die nur Eine Samenanlage einschließen (Compositen, Gräser u. a.) sind sie nicht auffallend entwickelt, aber auch nicht z. B. in den mit zahlreichen Samenanlagen versehenen Fruchtknoten vom Butomus.

Man bezeichnet sie als Placenten. Dieser Ausdruck rührt her von der Zeit, in der man die Samenanlagen („Ovula") der Angiospermen mit den Eiern der Tiere verwechselte. Er ist also eigentlich ganz falsch, aber da er einmal eingebürgert ist, läßt er sich kaum mehr beseitigen [1]). Übrigens pflegen besonders ausgebildete Placenten nur dann vorhanden zu sein, wenn an ihnen eine größere Anzahl von Samenanlagen entspringen und selbst dann (wie das angeführte Beispiel von Butomus zeigt) nicht immer. Die Bedeutung der Placenten besteht vor allem darin, daß in ihnen Baustoffe abgelagert werden, die für die Entwicklung der Samenanlagen und nach der Befruchtung für deren Weiterentwicklung Verwendung finden können.

Wir kamen bei den Farnen zu dem Ergebnis, daß als ursprüngliche Stellung der Sporangien die randständige betrachtet werden könne und daß die Fälle, in denen die Sporangien auf die Unterseite (seltener auch auf die Oberseite des Sporophylls) gelangen, als abgeleitete erscheinen. Auch bei den Cycadeen sind die Makrosporangien randständig an den

[1]) Wohl aber sollte man die „Ovula" endlich begraben!

Sporophyllen. Bei vielen Angiospermen z. B. Helleborus, Papilionaceen u. a. ist dieselbe Stellung wahrnehmbar. Man kann sie auch bei dieser Gruppe als die ursprüngliche betrachten, und annehmen, daß die anderen Stellungen davon sich ableiten. So z. B. die auf der Unterseite der Fruchtblätter. Da letzterer Fall, trotz seines nicht gerade seltenen Vorkommens ausdrücklich von Celakovsky in Abrede gestellt wird, so sei besonders darauf hingewiesen. Es wurde schon früher[1]) gezeigt, daß er sich findet in synkarpen Fruchtknoten, deren Ränder stark nach einwärts geschlagen, aber nur auf einer verhältnismäßig kleinen Strecke verwachsen sind. So z. B. bei Erythraea, deren Fruchtknoten aus zwei, verhältnismäßig spät miteinander verwachsenden Fruchtblättern gebildet ist.

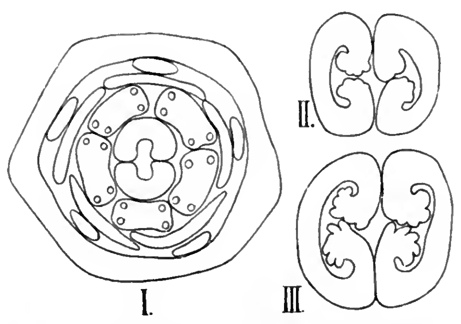


Fig. 1498. *I* Querschnitt durch eine Blütenknospe von Erythraea pulchella. In der Mitte die beiden Fruchtblätter, welche sich mit den Rändern berühren, Samenanlagen noch nicht vorhanden. *II* und *III* Querschnitte durch ältere Fruchtknoten, die Fruchtblattränder haben sich stärker nach innen eingekrümmt und Samenanlagen auf ihrer Unterseite erzeugt. (Vergr.)

Die eingeschlagenen Ränder tragen, wie Fig. 1498, *II* und *III* zeigt, die Samenanlagen auf der Unterseite und am Rande der Fruchtblätter. Es geht zugleich aus der Abbildung hervor, daß die Einkrümmung der Fruchtblattränder im Verlauf der Entwicklung zunimmt. Ganz Analoges findet sich in anderen Fällen.

Bei Cabomba, Butomus u. a. dagegen treten die Samenanlagen (ohne Ausbildung besonderer Plazenten) auf der Oberseite der Fruchtblätter auf.

Die verschiedene Lage der Plazenten kann erst später besprochen werden.

§ 4. Oberständiges Gynaeceum.

1. Apokarpe Fruchtknotenbildung.

Den einfachsten Fall bietet die Bildung eines Fruchtknotens aus einem einzigen Fruchtblatt (Makrosporophyll = Karpell), das ursprünglich offen, später mit den Rändern verwächst und die Samenanlagen an den verwachsenen Rändern trägt.

So ist es z. B. bei den Papilionaceen. Das einzige Fruchtblatt entsteht, noch bevor sämtliche Staubblätter angelegt sind, in Form eines die eine Seite der Blütenachse umfassenden Hufeisen. Allmählich aber umfaßt die Karpellanlage den ganzen Achsenscheitel (wie z. B. die Anlage ein Grasblattes). Das Wachstum ist aber immer auf der Seite gefördert, wo ursprünglich schon die höchste Erhebung war. Auf einem späteren

[1]) Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. (1883), p. 432. Später ist, wie ich aus einem Referate im Bot. Centralblatt, 50. Bd. p. 375 entnehme, Chauveaud für Asclepiadeen und Apocyneen zu demselben Resultate gekommen. Vgl. übrigens auch A. Braun, Über die Gymnospermie der Cycadeen (Monatsber. der Berliner Akademie), p. 352. Es ist also nicht zutreffend, wenn Van Tieghem in seiner (nichts Neues bietenden) Abhandlung (Sur les divers modes de placentation du carpelle, Ann. de sc. nat. bot. IX, t. 5 (1909) die dorsale Placentation als „type jusqu'à present entièrement méconnu" bezeichnet (p. 355).

Stadium finden wir das Karpell in einer Form, welche PAYER treffend mit der eines auf einer Seite aufgeschlitzten Sackes vergleicht: die Spalte wird gebildet von den einander genährten, aber noch nicht verwachsenen Rändern. Die Samenanlagen sprossen aus diesen Blatträndern hervor, bilden also im Fruchtknoten zwei, der Mittellinie des Fruchtblattes gegenüberliegende Reihen. Indem die Ränder später vollständig miteinander verwachsen, entsteht das bei den Papilionaceen als Hülse bezeichnete Fruchtgehäuse, welches ursprünglich einfächerig ist und nur bei wenigen Arten durch leistenförmige Wucherungen der Karpell-Innenseite in Längs- (Astragalus) oder Querfächer (Cassia fistula) geteilt wird, eine Erscheinung, welche auch in anderen Fruchtknoten nicht selten ist.

Zahlreiche monomere Fruchtknoten finden sich bei vielen Rosaceen und Ranunculaceen.

Bei den ersteren, von denen die Unterabteilung der Dryadeen etwas näher ins Auge gefaßt werden soll, sind die Blüten perigynisch, d. h. Kelch-, Kronen- und Staubblätter stehen auf einer becherförmigen Blütenachsenzone, welche den oberen kuppelförmig gewölbten Teil der Blütenachse umgibt, der die Karpelle trägt. Die Karpelle entstehen auf dem letzteren in Vielzahl, und zwar treten die ersten z. B. bei den Rubus-Arten auf, ehe die Staubblätter auf der becherförmigen Blütenachsenzone alle angelegt sind. Ein einzelnes Karpell von Geum[1]), Rosa usw., hat anfangs die Form eines halbkugeligen Höckers, der bei weiterem Wachstum sich abflacht, ganz wie eine gewöhnliche Blattanlage. Die Oberfläche wird konkav, die Ränder nähern sich, und zugleich findet eine bedeutende Verlängerung statt, die Ränder schließen sich dann wie im vorigen Fall zusammen (PAYER, Fig. 15, Taf. 100). Gleichzeitig aber erhebt sich auch die basale Partie des Blattes, die Sohle (vgl. das p. 1615 Bemerkte). Dabei läßt sich hier wie in anderen Fällen eine Reduktion in der Zahl der Samenanlagen deutlich bemerken. Die Spiraeaceen haben noch zahlreiche randbürtige, bei Rosa sind es deren zwei, die unmittelbar oberhalb des unteren, sackförmigen Teiles entspringen, bei Geum verkümmert von den zwei Samenanlagen regelmäßig eine schon frühe, häufig unterbleibt auch ihre Bildung ganz und gar, und die eine übrig bleibende nimmt dann nahezu Medianstellung ein. Sie steht unmittelbar oberhalb des für ihre Weiterentwicklung bestimmten unteren sackförmigen Teiles des Fruchtknotens.

Ein ganz ähnlicher Vorgang: Reduktion der Samenanlagen auf eine einzige und deren Medianstellung, läßt sich bei den Ranunculaceen beobachten. Die Fruchtblätter von Ranunculus, Myosurus u. a. stehen in „spiraliger“ Anordnung auf dem konischen Blütenvegetationspunkt. Sie besitzen nur je eine Samenanlage. Das Karpell wird bei Rosa auf seiner Oberfläche konkav (vgl. Fig. 1497, *II*), dann wird es kapuzenförmig, und die ursprünglich freien Ränder nähern sich, um später zu verwachsen. Dicht unterhalb der Stelle, wo die Verwachsung beginnt, entspringt die Samenanlage, bei Ranunculus scheinbar (im Längsschnitt) aus der Achsel des Karpells, in Wirklichkeit aber, wie dies namentlich Anemone zeigt, auf dessen Fläche und zwar eben aus der „Sohle“ des Karpells, genau unterhalb der Mitte des von den beiden zusammengewölbten Karpellrändern begrenzten Spaltes. Ist die Samenanlage von der Karpellsohle nicht deutlich abgegrenzt, so erscheint sie im Längsschnitt als deren Verlängerung, und es sieht so aus, als sei die Samenanlage achselständig.

---

[1]) Vgl. außer PAYER, Taf. 100ff., auch WARMING, De l'ovule, Ann. d. scienc. nat., 6. ser. Bot., T. 5, p. 181 ff.

So ist sie früher teilweise auch aufgefaßt worden. Andere Ranunculaceen, wie Clematis calycina (Payer, a. a. O., Taf. 58, Fig. 18 und 19), besitzen außer dieser medianen Samenanlage noch je zwei weitere an jedem Karpellrand: ein Übergang zu dem Verhalten von Helleborus, welcher, wie die Papilionaceen und Spiraeaceen, zahlreiche randbürtige Samenanlagen in jedem Fruchtblatt aufweist. Die kapuzenförmige Aushöhlung oder Sohlenbildung des Fruchtblattes beruht ganz auf demselben Vorgang wie die Bildung der gespornten Petala von Delphinium (vgl. Payer, Organog., Taf. 55, Fig. 20—27 und p. 1390): auch dort konkave Aushöhlung der Oberseite, verbunden mit dem Auftreten eines Querwulstes an der Basis des Petalums, genau so wie bei der Bildung der Schläuche von Utricularia oder der zu Honigblättern umgebildeten Petala von Helleborus.

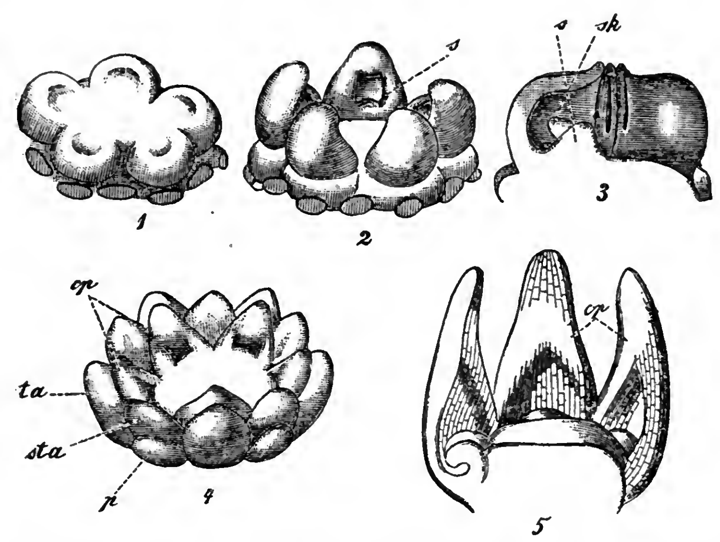


Fig. 1499. (Nach Payer.) *1—3* Ailanthus glandulosa, Fruchtknotenentwicklung, bei *s* Sohle der Fruchtblätter, *sk* Samenanlage, *4* und *5* Coriaria myrtifolia: die Samenanlagen (*sk*) entspringen wie bei Ailanthus vor der Mitte der Fruchtblätter, eine „Sohle“ ist hier aber nicht wahrzunehmen.

Mit mehr Recht, als bei den Ranunculaceen, kann man bei einigen anderen apokarpen Gynäceen von Samenanlagen sprechen, welche scheinbar [1]) in der Achsel des Karpells aus der Blütenachse entspringen. Die Fig. 1499 gibt dafür zwei sehr deutliche Beispiele. Bei beiden, bei Ailanthus wie bei Coriaria, werden unterhalb des breiten, abgeflachten Vegetationspunktes fünf Karpelle angelegt. Die Karpelle von Ailanthus zeigen eine ganz ähnliche Kapuzenbildung wie die von Ranunculus, wie dies namentlich in Fig. 1499, *2* an dem hinteren Karpell zu sehen ist. Bei *s* ist die Karpellsohle oberhalb ein breiter, viereckiger Spalt, der später durch Verwachsung der Ränder geschlossen wird (Fig. 1499, *3*). Daß (ähnlich wie bei den Papilionaceenkarpellen) der Spalt sich nicht bis zur Karpellspitze fortsetzt, beruht nicht darauf, daß hier ein der Sohlenbildung analoger Prozeß eintritt, sondern auf starkem Flächenwachstum unterhalb der Karpellspitze. Das Karpell sitzt hier aber der Blütenachse mit breiterer Basis auf, als bei Ranunculus, infolge da-

[1]) Daß die Ansicht Payer's aber auch hier unhaltbar ist, wurde schon in der „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ (1883) betont.

von sieht es auf einem Längsschnitte so aus, als ob die Karpellsohle (*s*, Fig. 1499, *3*) eine Sprossung der Blütenachse selbst sei. Der Vorgang ist aber, wie auch die genauere Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigt [1]), ein ganz ähnlicher wie bei Ranunculus, nur daß eben die Trennung zwischen Karpell und Blütenvegetationspunkt eine weniger scharfe ist.

Bei Coriaria dagegen sehen wir diesen Vorgang noch weiter fortgeschritten. Die Karpellsohle ist auf dem Längsschnitte von dem Blütenvegetationspunkte nicht abgegliedert. Aber eine genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung [2]) würde auch hier wohl zeigen, daß sie ebenso wie bei Ailanthus als Teil des Karpells entsteht, aber mit dem Blütenvegetationspunkte zusammen emporwächst, so daß eine Abtrennung beider nicht hervortritt. Wir können uns die (lediglich „ideale") Grenze etwa so verlaufend denken, wie sie in Fig. 1499, *5* bei dem Karpell links durch Strichelung angedeutet ist. Der Ursprung der Samenanlage ist hier also kein wesentlich anderer, als in den oben erörterten Fällen. Und dieselbe Ableitung gilt in den Fällen, wo nur eine Samenanlage vorhanden ist, welche man als aus dem Blütenvegetationspunkte entspringend betrachtet hat. Ein solcher ist aber hier nicht mehr vorhanden; er ist in die Bildung des Karpells oder der Karpelle aufgegangen, und auch die Tatsache, daß die Samenanlage z. B. bei den Gräsern später auf die Seitenwand des Fruchtknotens verschoben wird, spricht dafür, daß sie dem Fruchtblatte angehört.

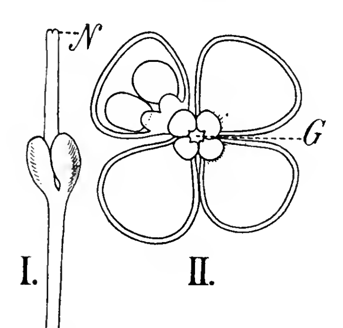


Fig. 1500. Boenninghausenia alba. *I* Fruchtknoten mit Narbe (*N*) und Griffel in Außenansicht. Unten vier freie Fruchtknotenfächer. *II* Querschnitt durch den Fruchtknoten an der Griffelbasis. Weiter oben ist ein einheitlicher Griffel vorhanden, der Fruchtknoten wird in der Blüte durch eine Verlängerung der Blütenachse emporgehoben.

In verschiedenen Familien finden sich neben Formen mit apokarpen Gynäceen solche mit synkarpen, oder mit Übergängen zwischen beiden. Als solche Übergänge können wir z. B. die Gynäceen betrachten, bei welchen nur die Griffel verwachsen, die unteren Teile aber frei sind (nicht selten ist auch das Umgekehrte der Fall). Fig. 1500 erläutert dies für eine Rutacee, Boenninghausenia alba. Ihr Gynaeceum ist aus vier Fruchtblättern aufgebaut: der Griffel *G* ist „synkarp", er enthält einen einzigen Griffelkanal. Im unteren Teil aber bilden die vier Fruchtblätter vier getrennte Behälter (Fig. 1500)[3]). Ähnlich ist es bei dem aus zwei Fruchtblättern aufgebauten Gynaeceum der Asclepiadeen. Die Samenbehälter biegen sich bei ihnen, nachdem der sie oben zusammenhaltende Griffel entfernt ist, später als „Balgfrüchte" weit auseinander.

II. Synkarpe Fruchtknotenbildung.

Diese ist viel verbreiteter als die apokarpe. Man kann auch wohl sagen, daß sie eine Vereinfachung der Bestäubung und Befruchtung

[1]) Vgl. Schaefer, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten. Flora. 73. Bd., 1890, p. 69 ff.

[2]) Payer's Figuren reichen hierzu nicht aus.

[3]) Man würde ein zutreffendes Bild vom Aufbau bekommen, wenn man sich vier „gynobasische" Fruchtknoten etwa einer Alchemilla mit ihren Griffeln verwachsen denkt. Hier wie dort sind die die Samenanlagen enthaltenden Teile des Pistills stark nach oben vorgewölbt, ähnlich wie die zu Teilfrüchten werdenden „Klausen" der Labiaten und Boragineen, die aber unten miteinander zusammenhängen, was bei B (im Gegensatz zu Eichler's und anderen Angaben) bei den untersuchten Blüten nicht der Fall war.

darstellt, wenn mehrere Fruchtblätter gemeinsame Narben- und Griffelbildung besitzen. Was die Entwicklung betrifft, so lassen sich zwei Fälle unterscheiden: solche, die mit und solche, die ohne Beteiligung der Blütenachsenspitze zustande kommen. Daß beide nicht scharf trennbar sind zeigt sich schon in der Tatsache, daß in ein und demselben Fruchtknoten der untere Teil nach dem zweiten, der obere nach dem ersten Modus zustande kommen kann.

Im folgenden handelt es sich bei der großen Mannigfaltigkeit der hier stattfindenden Vorgänge nur um Hervorhebung einiger Beispiele.

Je nach dem Areal des Blütenbodens, welches die Fruchtblätter beanspruchen, ist auch die Placentation eine verschiedene. Teilen die Fruchtblätter bei ihrer Entstehung den Blütenboden unter sich auf, so entsteht ein zwei- bis mehrfächeriger Fruchtknoten, welcher die Placenten an den Scheidewänden (septal) trägt; lassen sie eine mittlere Zone des Blütenbodens frei (welche im Wachstum zurückbleibt), so entsteht ein einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler Placentation. Der erstere Fall soll zunächst besprochen werden, weil der letztere sich dem nächstzubesprechenden (mit Beteiligung der Achse) besser anschließt.

α) Mit septaler Placentation.

Wir können hierbei ausgehen von Fällen wie sie für Acer p. 1563 besprochen und abgebildet wurden (Fig. 1462). Die Fruchtblätter brauchen den Blütenvegetationspunkt ganz auf. Auf der Oberseite eines jeden entsteht die früher besprochene Vertiefung. Es ergibt sich dadurch ein von Anfang an zweifächeriger Fruchtknoten, dessen Scheidewand dadurch sich bildet, daß die beiden Fruchtblätter in ihrem Basalteile sich nicht sondern, vielmehr gemeinschaftlich emporwachsen.

Diesem Verhalten schließt sich — mutatis mutandis — an das anderer Pflanzen, wie der Borragineen und Labiaten. In jedem Fach entstehen hier nur zwei Samenanlagen.

Ganz derselbe Vorgang würde es sein, wenn statt dieser in jedem Fach eine mehrere Samenanlagen tragende Placentawucherung sich bilden würde. So ist es z. B. im Fruchtknoten der Solaneen und Scrophularineen (vgl. Fig. 1501, *A*, welche zwar einen Querschnitt durch einen unterständigen Fruchtknoten darstellt, aber dieselbe Placentation zeigt). Wie schon die Tatsache, daß der Fruchtknoten in seinem oberen Teile einfächerig ist (mit zwei parietalen Placenten), vermuten läßt, und Schaefer auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat, ist der Vorgang derselbe, wie bei Acer: die Karpelle brauchen den Blütenboden ganz auf und bilden durch den oben angeführten

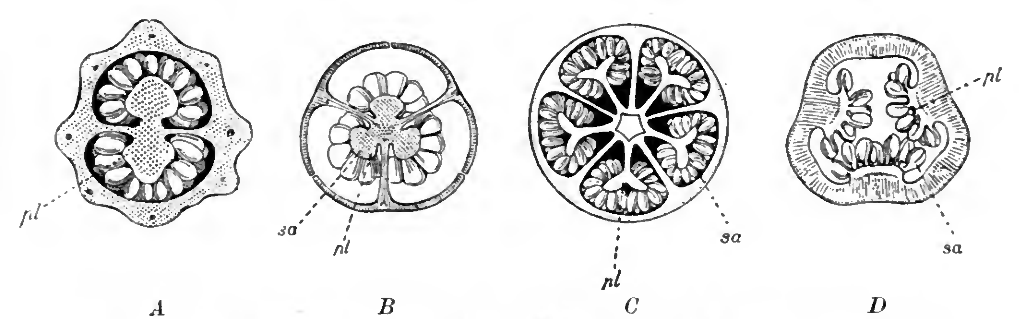


Fig. 1501. Fruchtknotenquerschnitte nach Le Maout und Decaisne (Lehrb.). *A* Lobelia. *B* Diapensia. *C* Rhododendron. *D* Passiflora. *pl* Placenten, *sa* Samenanlagen.

Vorgang gewissermaßen eine Doppelsohle (die Scheidewand). Der Rand des Fruchtknotenbechers zeigt an den den Fruchtblattspitzen entsprechenden Rändern ein gesteigertes Wachstum, und auch die Seitenteile erheben sich etwas an der „Verwachsungsstelle", dort die parietalen Teile der Placenten bildend.

Im übrigen ist die Frage, wieweit die Blütenachse in die Fruchtknotenbildung mit hineingezogen wird, eigentlich von recht untergeordneter Bedeutung[1]), da diese, wie mehrfach bemerkt, meist nicht mehr besonders hervortritt. Doch seien als Beispiele für septale Placentation mit Beteiligung der Blütenachse noch angeführt die Oxalideen und Caryophylleen.

Bei Oxalis stricta (Fig. 1502) entstehen die fünf Fruchtblätter in einem Wirtel um die breite, abgeflachte Spitze der Blütenachse, sie brauchen diese also nicht vollständig auf. Jedes Fruchtblatt zeigt auch hier die oben beschriebene Sohlenbildung, aber die Blütenachse, von der die Sohlen sich nicht trennen, wächst mit diesen empor. Es entsteht so ein fünffächeriger Fruchtknoten, bei welchem die oberen freien Teile der Fruchtblätter die Griffel bilden. Ein Querschnitt durch den Fruchtknoten zeigt also einen mittleren Teil, an welchen die Ränder der Karpelle sich ansetzen, sie bleiben aber mit diesem mittleren Teile vereinigt, und an den Stellen der Mittelsäule, wo die Karpellränder sich ansetzen, verlaufen in jedem Fache zwei Längsleisten: die Placenten. Ohne Zweifel entsprechen diese letzteren je einem Randteile eines Fruchtblattes, das sich nur eben von dem Gewebe des Blütenvegetationspunktes nicht getrennt hat. Man kann auch annehmen, daß dieser durch die fünf Fruchtblätter ganz aufgebraucht sei, und der in Fig. 1502, *C* mit *Ax* bezeichnete Teil einer Anschwellung der miteinander vereinigten fünf Fruchtblattränder entspreche. (Indes liegt eine Nötigung dazu nicht vor.)

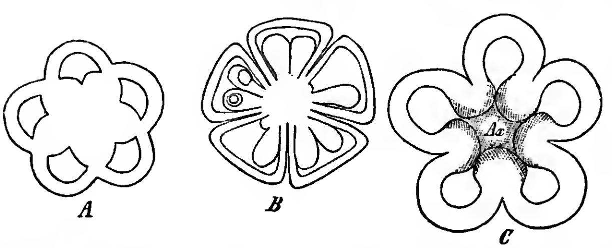


Fig. 1502. Querschnitte durch den Fruchtknoten von Oxalis stricta. *A* junger Fruchtknoten noch ohne Samenanlage. *B* älterer Fruchtknoten, in dessen Fächern je zwei Reihen Samenanlagen sich befinden. *C* Querschnitt durch den oberen Teil eines Fruchtknotens etwas älter als *A*, die Ränder der Fruchtblätter setzen sich dem Blütenvegetationspunkt (*Ax*) an, mit welchem sie weiter unten ganz vereinigt bleiben.

Wie wenig klar die Vorstellungen über den Aufbau des Gynaeceums immer noch sind, zeigt sich z. B. bei der Darstellung des Pistills der Geraniaceen. Der fertile, Samenanlagen bergende Teil des aus fünf Fruchtblättern gebildeten Fruchtknotens geht in einen langen Schnabel aus, der keine Samenanlagen birgt. Wie Fig. 1503 zeigt, lösen sich die fünf äußeren Teile des Schnabels mit dem basalen je einen Samen umfassenden von einer Mittelsäule ab, es findet also eine Zerteilung der Frucht statt.

Die richtige Deutung des merkwürdigen Aufbaues hat HOFMEISTER[2]) schon vor langer Zeit gegeben. Trotzdem wurde auch neuerdings[3]) die Ansicht, daß die Mittelsäule eine Verlängerung der Blütenachse sei, als gleichberechtigt

[1]) Selbst verwandte Formen können sich hierbei, wie es scheint, verschieden verhalten, so die unten anzuführenden Caryophylleen.

[2]) Flora 47 (1864), p. 401.

[3]) ENGLER, Das Pflanzenreich IV, 129, Geraniaceae p. 23. In des Verf. Vergl. Entwicklungsgeschichte (1883), p. 318 ist der Sachverhalt kurz dargestellt.

mit der angeführt, daß sie aus den Mittelstücken der Karpelle gebildet sei, was dem Stande unserer Kenntnisse ebenso entspricht, als wenn jemand die Gefäße noch für „Luftwege“ erklären würde.

Es ist tatsächlich sowohl an jungen als an ausgewachsenen Gynaeceen leicht, sich davon zu überzeugen, daß der Griffel eine Mittelsäule enthält, die aus den fünf nach innen gebogenen miteinander seitlich verwachsenen sterilen Placenten besteht. In der Mitte befindet sich der Griffelkanal (*C* Fig. 1504), der nach unten hin in fünf Kanäle sich teilt, welche in die Samenanlagen bergenden Fächer münden (Fig. 1504, *I*). Von einer Beteiligung der Blütenachse an des „Säule“ (von der sich die äußeren Teile der Fruchtblätter später ablösen, kann keine Rede sein. Man könnte höchstens sagen, daß das mit *B* in Fig. 1504, *I* bezeichnete Gewebe der Blütenachse angehöre. Das erstreckt sich aber gar nicht in den „Schnabel“. Dem Fruchtknoten der Oxalideen gegenüber ist der der Geraniaceen dadurch zustandegekommen, daß der obere, in Fig. 1502, *C* über *Ax* herausragende Teil — also die fünf Fruchtblätter mit ihren fünf sterilen Placentarteilen — stark sich verlängerte, während der untere, die Samenanlagen enthaltende Teil kurz bleibt und eine Verringerung in der

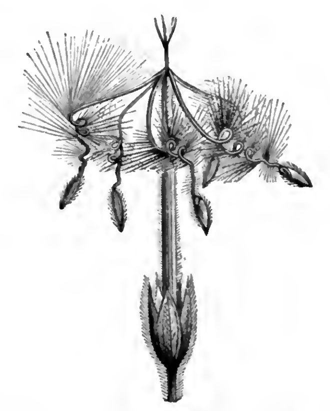


Fig. 1503. Pelargonium inquinans. Abbildung der Frucht. Vergr. Nach H. Baillon.

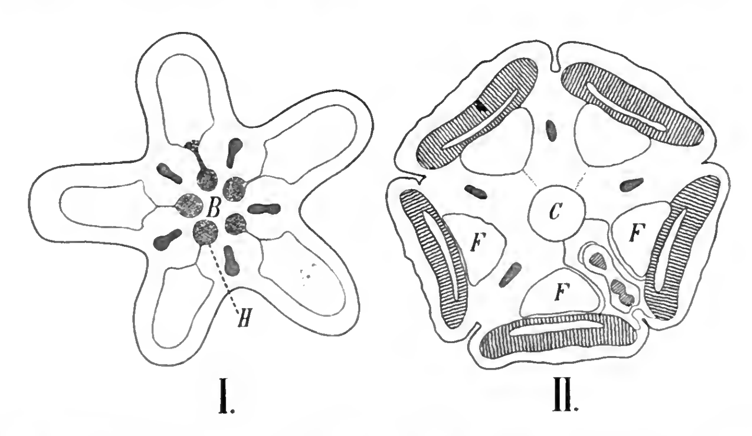


Fig. 1504. Erodium gruinum. *I* Durchschnitt durch den unteren Teil des Fruchtknotens (Samenanlagen nicht eingezeichnet), Die fünf Placenten vereinigen sich in *B*. Der Griffelkanal hat sich in fünf in die einzelnen Fruchtknotenfächer gehenden geteilt. *II* Querschnitt durch den oberen Teil des Pistills (des Griffels). *C* centraler Kanal, *F* Hohlräume der Stengel. Oben durch Punktierung die Verwachsung der Placenten angedeutet. Die Sklerenchymbildung ist in Fig. II durch Schraffierung angedeutet.

Zahl der ersteren eintrat. Es sind hier also wie so oft einfache Wachstumsverschiedenheiten, die zu äußerlich sehr verschieden aussehenden Ergebnissen bei miteinander verwandten Pflanzenformen führen.

Auch die Fruchtknotenbildung von Caryophylleen wie Lychnis, Malachium, Silene wird — trotzdem die Verhältnisse längst klargelegt sind — vielfach

noch falsch geschildert, indem ihnen immer noch eine „freie" Centralplacenta zugeschrieben wird, weil die Scheidewände hier frühzeitig aufgelöst werden.

Es ist nicht richtig, wenn VAN TIEGHEM a. a. O. p. 181 sagt: „On voit dont combien est grand l'erreur de l'organogéniste qui ne voit dans cette colonne centrale complexe qu'un axe simple qui produirait les ovules à sa surface", vielmehr zeigt auch die Entwicklungsgeschichte [1]) bei genauer Betrachtung, daß die Placenten den mit der Achse verschmolzenen Fruchträndern „entsprechen". Dabei treten in dieser großen Familie Übergangsstufen auf, von dem Verhalten, bei welchem der Blütenvegetationspunkt für die Fruchtblattbildung ganz verbraucht wird, bis zu dem, wo die Blütenachse als verhältnismäßig breites Stück übrig bleibt, das auch anatomisch (durch besondere Gefäßbündel) hervortritt. Es ist ja ohne weiteres verständlieh, daß eine lange, massige Säule in der Mitte des Fruchtknotens, welche Material für die Entwicklung der Samen aufspeichert, auch anatomisch besonders ausgerüstet sein muß. Zugleich sehen wir, daß der Frage, ob die Blütenachse an der Fruchtknotenbildung beteiligt ist, keinerlei hervorragende Bedeutung zukommt.

β) Parietale Placentation.

Hier bleibt der Blütenvegetationspunkt am Grunde des Fruchtknotenbechers, die Placenten erreichen ihn nicht (Fig. 1501 *D*) und erscheinen deshalb als Hervorragungen der Fruchtknotenwand. Ein Beispiel mag genügen.

Die Fruchtblätter von Cistus populifolius (Fig. 1505) werden angelegt in Form von Querwülsten, die einander zwar ziemlich genähert sind, aber anfangs doch nicht unter sich zusammenhängen.

In Fig. 1505, *1* sehen wir den Fruchtknoten schon in Becherform mit fünf ausspringenden Kanten, deren Spitzen der Mitte der Fruchtblattanlagen entsprechen, welche schon auf gemeinschaftlicher ringförmiger Basis emporgehoben worden sind. An derjenigen Stelle des offenen Fruchtknotenbechers, welcher der Trennungslinie zwischen je zwei Karpellanlagen entspricht, sehen wir je einen auf der Innenwand des Fruchtknotenbechers

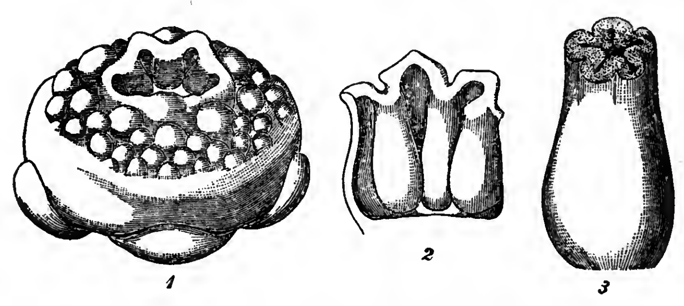


Fig. 1505. Cistus populifolius (nach PAYER). *1* Blüte seitlich von oben; der Fruchtknotenbecher mit fünf Placentawülsten ist angelegt, unterhalb zahlreiche Staubblätter. *2* Halbierter Fruchtknotenbecher mit Placentawülsten vor Auftreten der Samenanlagen, *3* Älterer Fruchtknoten von außen, sein oberer Teil wird später zum Griffel.

verlaufenden dicken Längswulst auftreten: die Placenten. Die freien, die Ecken des Fruchtknotenbechers oben abschließenden Karpellränder wachsen nun in manchen Fällen, z. B. Reseda, Hypericum-Arten, zu eben so vielen Griffeln aus, indem sich die Ränder aneinanderlegen und so die Griffel-

[1]) Vergl. Entwicklungsgesch., p. 372, Miss G. LISTER, On the origin of the placentas in te tribe Alsinae of the order Caryophylleae, Linn. Soc. Journ. Botany, Vol. XX, 1883, p. 422 ff., SCHAEFER a. a. O.

röhre bilden. Wir haben dann also eine Fruchtknotenhöhlung, auf welche mehrere getrennte Griffel zuführen. Bei Cistus ist dies nicht der Fall, hier wird die Griffelröhre gebildet durch starke Verlängerung des oberen Teiles des Fruchtknotenbechers. Daß dieser seinen Anfang genommen hat mit der Bildung von fünf Fruchtblättern, läßt sich äußerlich nur noch an dem Vorhandensein von fünf Narben erkennen (Fig. 1505, *3*). Die Placenten dringen als Leisten bis in die Mitte des Fruchtknotens hin vor und tragen jederseits zwei Reihen von Samenanlagen, der Fruchtknoten wird dadurch unvollkommen fünffächerig.

§ 5. Parakarpe Gynaeceen.

Ausgegangen sei von Dionaea. Fig. 1506 zeigt einen Querschnitt durch den unteren Teil des Fruchtknotens dieser Droseracee. Es sind fünf Fruchtblätter miteinander „verwachsen“, und zwar in der oben angeführten Weise, so daß nur die Ränder sich berühren. Wir finden im Innern des Fruchtknotens eine ringförmige Anschwellung, welche in von innen nach außen fortschreitender Reihenfolge Samenanlagen erzeugt. Wie der Längsschnitt Fig. 1506, *II* zeigt, gehört diese Anschwellung den Fruchtblättern an, sie stellt die n i c h t v o n e i n a n d e r g e s o n d e r t e n Basaltteile der Fruchtblätter dar. Es ist auch nicht mehr möglich, die Samenanlagen zusammenzusuchen, die jedem einzelnen Fruchtblatte angehören. Die Vertiefung in der Mitte stellt den nicht zur Fruchtknotenbildung verwendeten Rest der Blütenachse (*A*) dar. Wir können diesen Fall leicht vom gewöhnlichen ableiten: es findet keine Einkrümmung der Fruchtblätter statt, sondern es bildet sich ein parakarper Fruchtblattring, bei jedem der miteinander vereinigten Fruchtblätter erhebt sich die Basis und trägt die Samenanlagen.

Von diesem Verhalten läßt sich leicht das ableiten, welches wir bei Primulaceen, Lentibularieen u. a. finden: die „freie Centralplacenta“. Hier unterbleibt die bei Dionaea noch deutliche Abgliederung des Placentarteiles der Fruchtblätter. Der ganze nicht zur Bildung der Fruchtknotenwand verwendete Teil des Blütenvegetationspunktes erhebt sich in der Mitte des Fruchtknotens. Was ist nun diese „Centralplacenta“?

Fig. 1506. Dionaea muscipula. *I* Querschnitt durch den Fruchtknoten einer jungen Blüte, *A* Blütenvegetationspunkt, *S* Samenanlagen. *II* Längsschnitt durch den Fruchtknoten eines ähnlichen Entwicklungsstadiums.

Die Morphologie betrachtet die Centralplacenta als gebildet aus einer von den an der Achse herauflaufenden Basalteilen („Sohlen“) der Fruchtblätter, die „Genetiker“ haben dagegen vielfach die Placenta für die Fortsetzung der Blütenachse allein erklärt. Die anatomische Schule aber erklärt die Placenta als nur aus den Karpellsohlen gebildet, weil sie durchzogen ist von einem System von Leitbündeln, die ihren Gefäßteil nach außen kehren und mit dem Leitbündelsystem der Fruchtblätter in

Verbindung stehen. Diese Tatsache ist aber keine allgemeine. Wo die Placenta schmächtig ist, ist auch ihre Leitbündelversorgung vereinfacht. So findet sich bei Primula farinosa ein einfacher konzentrischer Strang in der Mitte der Placenta, ebenso bei Androsace villosa [1]) u. a. Das zeigt uns, daß die anatomische Struktur sich nach der Ausbildung der Placenta richtet, nicht umgekehrt. Oder mit anderen Worten, die Leitbündelverhältnisse bedürfen der Erklärung durch den ganzen Aufbau, können aber nicht eine solche geben. — Der hier vertretene Standpunkt läßt sich folgendermaßen ausdrücken: In der centralen freien Placenta lassen sich weder „appendikuläre" noch „axile" Teile mehr unterscheiden. Sie ist wahrscheinlich zustande gekommen durch einen Vorgang, ähnlich dem oben im Anschluß an Dionaea angenommenen, nur daß der Blütenvegetationspunkt (*A*), welcher bei Dionaea sich nicht weiter bemerklich macht, sich mit samt den Karpellsohlen emporhob. Aber beide lassen sich nicht voneinander sondern. Die freie Centralplacenta ist nach unserer Auffassung eine Neubildung, die nicht zustandegekommen ist durch „Schwinden" von fünf Scheidewänden, sondern durch eine andere (parakarpe) Anlage der Fruchtblätter mit Erhebung der mit den Karpellsohlen vereinigten Blütenachse. Wenn angegeben wird, daß in abnormen Fällen die Placenta sich in einen Sproß verlängern kann, so beruht dies nach unserer Anschauung darauf, daß auch die Umbildung einer Laubsproßanlage zu einer Blüte ein allmählich sich vollziehender Vorgang ist, bei dessen Störung dann der Scheitel der Blütenachse (nicht aber die Placenta) als Sproß weiter wachsen kann. Eigentümlich ist, daß bei manchen Primulaceen (besonders bei Soldanella) ein Fortsatz der Placenta sich in den Griffel hineinerstreckt — wahrscheinlich ist er beteiligt bei der Leitung resp. Ernährung der Pollenschläuche.

Biologische Beziehungen, welche das Auftreten einer freien Centralplacenta verständlich machen könnten, sind bis jetzt nicht bekannt. Daß die freie Centralplacenta Stoffe enthält, die bei der Samenentwicklung verwendet werden, braucht kaum bemerkt zu werden, denn das ist bei anderen Placenten auch der Fall.

Wenn wir uns die Centralplacenta ersetzt denken durch eine einzige Samenanlage (wie das z. B. bei einigen Carophyllaceen vorkommt), so wird diese Samenanlage als „terminales" Gebilde erscheinen, das am Ende der Blütenachse auftritt. Die vergleichende Betrachtung sieht darin nur das Ende eines Vorganges, der mit deutlich einem Fruchtblatt entspringenden Samenanlagen beginnt. Deren Zahl wurde verringert, und wenn die Ausbildung der Samenanlage gegenüber der des Fruchtblattes oder der Fruchtblätter zeitlich gefördert ist, so wird leicht verständlich, daß man sie als eine „axile" betrachten konnte.

Als Ergebnis unserer Ausführungen über Placentation läßt sich sagen: Die Samenanlagen zeigen in vielen Gynaeceen ohne weiteres, daß sie Produkte der Fruchtblätter sind. In anderen tritt dies im Verlauf der Einzelentwicklung nicht hervor. Aber diese Fälle lassen sich auffassen als Endglieder von Reihen, die mit blattbürtigen Samenanlagen beginnen. Es hat eine Abkürzung der Entwicklung stattgefunden. Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, so besteht ein Gegensatz zwischen vergleichender Morphologie und Entwicklungsgeschichte nicht.

---

[1]) Vidal, Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales, Grenoble 1900.

§ 6. Fruchtknoten mit „unechten“ Scheidewänden.

Wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, entstehen die „echten“ Scheidewände, welche die Fruchtknoten in zwei oder mehr Fächer abteilen, dadurch, daß die eingebogenen „Fruchtblattränder“ sich in der Mitte des Fruchtblattknotens treffen. Außerdem finden sich „unechte“ Scheidewände, die aus nicht von Fruchtblatträndern gebildeten Gewebewucherungen entstehen. Als Beispiel dafür wurde schon das Verhalten mancher Leguminosen erwähnt: In dem durch ein Fruchtblatt gebildeten Fruchtknoten treten bei manchen Gattungen teils quer gestellte Gewebewucherungen auf (Desmodium), teils längsgestellte (Astragalus).

Im ersteren Falle ist eine Bedeutung der Scheidewände klar: sie leiten die Quergliederung der Frucht in einzelne Teilfrüchte ein, welche bei der Reife voneinander sich trennen. Aber wir finden einen ähnlichen Vorgang auch in der langgestreckten, nicht in Teilfrüchte zerfallenden Fruchtknoten von Cassia fistula u. a., und für die Längsteilung der Astragalusfrüchte läßt sich eine Beziehung derzeit gar nicht angeben.

Vielleicht lassen sich die falschen Scheidewände ableiten von Gewebewucherungen, welche wohl durch die im Innern der Fruchtknotenhöhle herrschende Feuchtigkeit begünstigt, entstehen und die Samen zeitweilig einhüllen, um später dann zu vertrocknen. So ist es auch in manchen Leguminosenfrüchten, die keine falschen Scheidewände haben. Auch im Fruchtknoten von Juglans wird dem Samen durch solche Gewebewucherungen seine eigentümliche Gestaltung — die tiefe Furchung seiner Oberfläche — aufgenötigt. Scheidewände würden aus solchen Wucherungen von festerer Konsistenz und bestimmter Anordnung entstehen. Sie sind aber nicht immer vollständig.

Bei Labiaten und Boragineen tritt eine falsche Scheidewand (als Gewebewucherung auf der Mitte der Innenfläche des zweifächerigen Fruchtknotens auf, aber nicht immer so, daß jedes der zwei Fächer in zwei einsamige abgeteilt wird. Die Bildung der Teilfrüchte geht namentlich durch starkes Hervorwölben der vier je einen Samen umschließenden Stücke des Fruchtknotens vor sich. Auch im Fruchtknoten von Linum findet sich in jedem der fünf Fächer eine unvollständige „falsche“ Scheidewand, ohne daß für ihr Auftreten irgendeine Beziehung erkennbar wäre. Man hat auch daran gedacht, ob man nicht in diesen falschen Scheidewänden einen Rest sonst ganz verkümmerter Plazenten sehen könne, also eine Andeutung dafür, daß die betreffenden Fruchtknoten eigentlich aus mehr als zwei (bzw. bei Linum fünf) Fruchtblättern aufgebaut seien. Allein wenn das schon für die genannten Pflanzen mit längs verlaufenden Scheidewänden eine nicht sicher begründete Vermutung ist, so stimmt sie gar nicht für die querverlaufenden, auch nicht für die der Cruciferenfruchtknoten, bei welchen die falschen Scheidewände Auswüchse der Plazenten darstellen, die in der Mitte miteinander verwachsen und so die Fläche darstellen, die umrahmt von den Mittelteilen der Fruchtblätter stehen bleibt, wenn die Seitenteile bei der Fruchtreife sich ablösen.

Man ist also bezüglich der „falschen“ Scheidewände über die Beschreibung des Tatbestandes kaum hinaus gekommen und weiß auch in vielen Fällen nicht, ob sie eine funktionelle Bedeutung haben.

§ 7. Unterständiger Fruchtknoten.

Es wiederholen sich hier alle Gestaltungsverhältnisse, welche wir am oberständigen Fruchtknoten kennen gelernt haben, also namentlich die ver-

schiedenen Arten der Placentation und außerdem das Verhalten, daß der Blütenvegetationspunkt entweder von den Fruchtblättern ganz aufgebraucht wird oder ein Stück davon übrig bleibt.

Auf Grund zu wenig genauer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gelangte man früher zu der Anschauung, daß der eigentliche Fruchtknoten bei den epigynen Blüten von der becherförmig gestalteten Blütenachse gebildet sei, die Fruchtblätter aber nur die Griffel und Narben lieferten. Mit Recht hat die vergleichende Morphologie dieser Auffassung widersprochen. Denn auch die Entwicklungsgeschichte [1]) zeigt bei genauerer Betrachtung, daß die Fruchtblätter beim Aufbau der Fruchtknotenhöhlung beteiligt sind, und daß die Samenanlagen keinen anderen Ursprung haben als beim oberständigen Fruchtknoten.

Gemeinsam ist allen unterständigen Fruchtknoten, daß der Blütenvegetationspunkt mehr oder minder frühzeitig sich konkav vertieft. Die Blattgebilde der Blüte sprossen teils aus dem Rande, teils aus der Innenböschung dieser Vertiefung hervor. Ob man den Randteil des Bechers der Blütenachse oder einer „kongenitalen Verwachsung" der verschiedenen Blattkreise der Blüte zuschreiben will, ist ziemlich gleichgültig, weil die Blütenachse eben mit der Hervorbringung der Blattgebilde der Blüte, wie oben betont, ihre Existenz aufgibt [2]). Je früher die Blütenachse die Becherform annimmt, desto mehr werden wir im allgemeinen deren Zustandekommen hauptsächlich ihr zuschreiben, je später, desto mehr wird sich das Verhalten dem ursprünglicheren nähern, wie es uns die hypogynen Blüten darstellen.

Wenn wir in manchen Fällen, z. B. bei manchen Cacteen, sehen, daß die Außenfläche des unterständigen Fruchtknotens imstande ist, Blätter und Seitensprosse hervorzubringen, so kann über die Achsennatur der ersteren kein Zweifel sein. Die Blütenachse ist hier früh in die Bildung des Fruchtknotens mithineingezogen worden. In anderen Fällen geschieht dies dagegen spät, dann tritt die Achse, wie erwähnt, gegenüber den Blattgebilden der Blüte ganz zurück. Zwei Beispiele seien hier kurz angeführt.

a) Blütenvegetationspunkt nicht aufgebraucht. Besonders lehrreich ist das Verhalten mancher Rosifloren, bei denen Übergänge von perigynen zu hypogynen Blüten sich finden.

Zu diesen Übergängen gehören auch die Blüten einiger Pomaceen. Fig. 1507, *1—6* stellt die Fruchtknotenentwicklung von Pirus Malus dar. Die Blütenachse ist in Fig. 1507, *1* schon becherförmig ausgehöhlt. Die fünf Fruchtblätter treten als Höcker auf der seichten inneren Böschung auf. Sie nehmen den g a n z e n i n n e r e n R a n d d e r B ö s c h u n g ein. Auf dem Grunde ist aber (auch noch später) die flache Wölbung des Blütenvegetationspunktes (*v*) sichtbar. Von hier aus würde sich eine gewöhnliche perigyne Blüte, bei welcher die Fruchtblätter a l l e i n den Fruchtknoten bilden, entwickeln, wenn die in Fig. 1507, *4* (bei e i n e m Fruchtblatte r e c h t s) schraffierte Zone ein starkes interkalares Wachstum aufweisen würde, entsprechend der früher ausführlich besprochenen Wachstumsverteilung bei den Blättern der meisten angiospermen Pflanzen. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr sehen wir, daß die Fruchtknotenhöhlung aufgebaut wird durch das Wachstum der in Fig. 1507, *4* l i n k s schraffierten Zone [3]). Diese umfaßt 1) die Blütenachse, 2) die sie innen

---

[1]) GOEBEL, Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens, Botan. Zeitung, 1886, p. 729; SCHAEFER a. a. O.

[2]) Was dann natürlich auch im anatomischen Bau sich ausprägt.

[3]) Es ist dies ein weiteres Beispiel für die oben erwähnte Tatsache, daß verhältnismäßig geringe Verschiebungen der Wachstumszonen einen großen „Ausschlag" geben.

ganz bedeckende Basis der Fruchtblätter. Die durch Wachstum dieser Zone entstehende Fruchtknotenhöhlung ist also innen ausgekleidet von den Fruchtblättern. Wir können uns daher nicht wundern, daß die Placentation ganz dieselbe ist, wie bei oberständigen Fruchtknoten. Es handelt sich also um ein gemeinsames Wachstum von Blütenboden und Fruchtblättern. Wie a. a. O. p. 732 hervorgehoben, ist die „Berindung“ der Sproßachse auch bei vegetativen Sprossen eine weit verbreitete Erscheinung. So bei Chara, bei der Bildung der „Blattkissen“ vieler Coniferen usw. (p. 1321). Ganz ebenso ist es in anderen genauer untersuchten Fällen, wir sehen also, daß die Anschauung, wonach die Fruchtblätter nur die Griffel bilden sollen, nicht haltbar ist.

b) Als Beispiel für einen Fall, in welchem die Substanz des Blütenvegetationspunktes ganz aufgebraucht wird, seien die Umbelliferen angeführt (Fig. 1507, 7—9). Es wiederholen sich hier ganz die oben für Acer geschilderten Vorgänge, nur kombiniert mit der Tatsache, daß die Fruchtblätter nicht frei, sondern an ihrer Außenfläche mit dem Blütenvegetationspunkt vereinigt sind. Es sind also auch hier die beiden Fruchtblatt„sohlen“, an denen die Samenanlagen entstehen, miteinander vereinigt, sie bilden eine Scheidewand. In jedem Fach sind zwei Samenanlagen, von denen aber eine — die nach aufwärts gerichtete — regelmäßig verkümmert, während die andere sich weiter entwickelt. Die Samenanlagen waren ursprünglich am Grunde des Fruchtknotens angelegt, sind dann aber durch die Wachstumsverteilung in der jungen Fruchtknotenhöhle nach oben verschoben worden.

Fig. 1507. *1—6* Pirus Malus. *1* junge Blüte im Längsschnitt, *v* Ende der Blütenachse, *f* Fruchtblatt. *2—5* ältere Stadien, betr. Fig. *4* vgl. den Text. *6* Querschnitt durch den Fruchtknoten. *7* Längsschnitt durch eine junge Blüte von Eryngium maritimum, *st* Staubblätter, *cp* Karpelle. *8* und *9* Angelica silvestris. *8* Längsschnitt, in jedem Fache befinden sich zwei Samenanlagen, von welchen die eine aufwärts gerichtete (sk_1 in dem Fache rechts) verkümmert, *st* Discus. *9* Querschnitt eines jungen Fruchtknotens, die Samenanlagen sind wandständig und entspringen an den Stellen, welche den „verwachsenen“ Rändern entsprechen. Sie werden später emporgehoben.

Dieser Vorgang findet sich auch sonst. So z. B. bei den Valerianeen. Diese haben drei Fruchtblätter, es wird auch ein dreifächeriger Fruchtknoten angelegt, aber nur in einem Fach eine Samenanlage. Dieses Fach

wird auch viel größer als die beiden anderen. Die beiden übrigen Fruchtblätter beteiligen sich nur an der Bildung des Griffels und der Narben. In Fig. 1508 *I* ist eine junge Blüte von Valeriana Phu im Längsschnitt dargestellt. Die Vergleichung von *I* und *III* zeigt zunächst, wie die Staubblätter mit der Blumenkronenröhre „verwachsen" durch Weiterententwicklung der mit *x* bezeichneten Zone. Die Samenanlage *s* ist als Höcker am Grunde des Fruchtknotens sichtbar. Die Blütenachse ist von den Fruchtblättern hier ganz aufgebraucht. In *II* erscheint die Samenanlage etwas auf die rechte Seite verschoben durch einseitige Verbreiterung der Basis der Fruchtknotenhöhle. Nun wächst die unter der Samenanlage liegende Zone der Fruchtknotenhöhle, welche in Fig. 1508, *II* punktiert und mit *y* bezeichnet ist, besonders stark hervor. Die Samenanlage muß dadurch innerhalb des Fruchtknotens emporgehoben werden. Sie hängt später von oben in die Fruchtknotenhöhle herab. Auch hier kennen wir die etwaige biologische Bedeutung dieser Verschiebung nicht. Aber es ist immerhin ein Fortschritt, daß die verschiedenen Formen der Fruchtknotenbildung sich zurückführen lassen auf die verschiedene Wachstumsverteilung in der Blütenanlage, denn es ist damit der Punkt bezeichnet, wo die weitere Forschung wird einzusetzen haben.

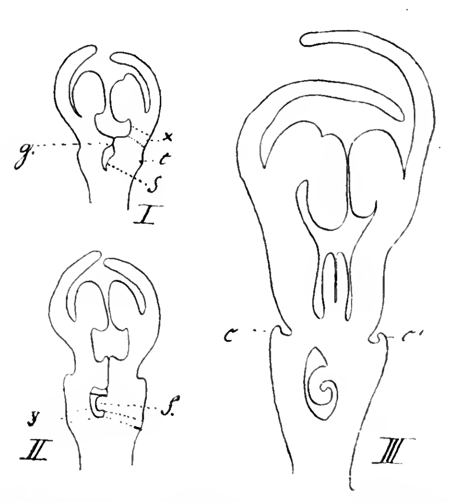


Fig. 1508. Valeriana Phu. Längsschnitte durch Blüten verschiedener Entwicklung. *I* Blüte, bei der die Samenanlage *s* noch sehr jung ist, *g* Griffelanlage, *c* Kelch (rudimentär), *x* Zone, in welcher Staubblatt und Korolle gemeinsam wachsen. *II* u. *III* Ältere Stadien, die Samenanlage, welche erst grundständig war, wird nach oben verschoben.

Aus der Beobachtung, daß an abnorm ausgebildeten Pomaceenfrüchten mit vergrünten Kelchblättern vielfach deren untere Teile fleischig angeschwollen sind[1]), hat man teilweise geschlossen, daß der becherförmige Teil beim unterständigen Fruchtknoten aus den verbreiterten Basalteilen der Kelchblätter aufgebaut sei. Ich glaube nicht, daß ein solcher Schluß gerechtfertigt ist. Höchstens könnte man sagen, daß die angeschwollenen Basalteile der Kelchblätter mit der becherförmig vertieften Blütenachse (aus der Staubblätter hervorsprossen) verschmolzen seien. So zeigt z. B. Fig. 1509 abnorme, durchwachsene Birnenblüten, an denen man (namentlich an dem mittleren Teile der linken Figur) deutlich sehen kann, daß die Kelchblätter jenen fleischig angeschwollenen Basalteil besitzen. Aber das beweist nicht, daß die Staubblätter und Blumenblätter (die aus dem peripherischen Ringwall entspringen) mit dem Kelche „verwachsen" seien.

Auch CHODAT[2]) hat interessante Mißbildungen von Pomaceen beschrieben, namentlich von Cydonia vulgaris, aus der er, wenn ich ihn recht verstehe,

---

[1]) Vgl. z. B. Fig. 1509.

[2]) CHODAT, A propos des ovaires infères (Bull. de la soc. bot. de Genève, 2me sèr. Vol. VII, 1915).

schließt, daß die Außenwand des Quittenfruchtknotens von Blattkissen bedeckt sei (also ähnlich etwa wie bei einer Opuntiablüte).

Auch bei Rosa kommt gelegentlich ein Blatt auf der Außenseite des unterständigen Fruchtknotens vor. Wahrscheinlich handelt es sich hier, wie bei Cydonia, um einen wiederholten Versuch der Kelchblattbildung.

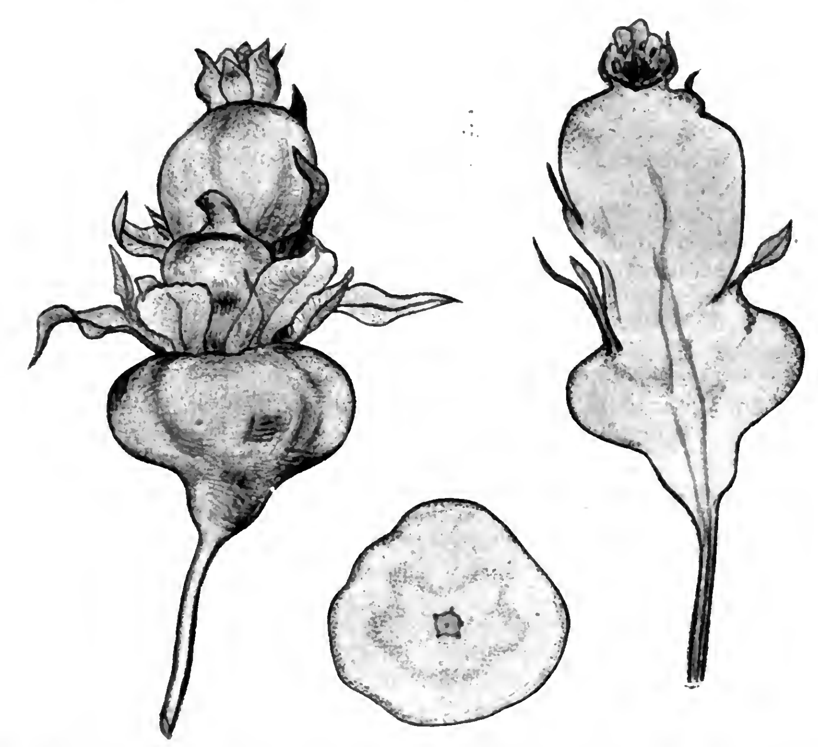


Fig. 1509. Pirus communis. Durchwachsene Blüten nach Ruska. Links eine Blüte in Außenansicht, aus der eine neue mit getrennten an der Basis angeschwollenen Kelchblättern hervorwuchs, die ihrerseits von einer dritten Blüte durchwachsen wurde. Rechts Längsschnitt.

Zweiter Teil.

Die Narbenbildung.

§ 1. Die verschiedenen Ausbildungsformen der Narben.

a) Definition. Unter einer Narbe verstehen wir den zur Aufnahme der Mikrosporen eingerichteten Teil des Pistills. An dieser Definition kann es nichts ändern, daß es auch umgebildete Narben bzw. Narbenteile gibt, welche ihre Funktion verloren haben. Wir wollen sie als „sterile“ bezeichnen. Es ist nicht überflüssig auf die soeben gegebene Definition nachdrücklich hinzuweisen. Denn selbst noch in der neuesten Literatur werden Griffelteile, denen keinerlei Narbenfunktion zukommt, auf Grund oberflächlicher Beobachtung als Narben bezeichnet.

Der anatomische Bau der Narben ist entsprechend der seit lange herrschenden Vorliebe für rein anatomische Untersuchungen vielfach behandelt worden. Hier kann darauf nicht eingegangen werden. Es sei

also nur daran erinnert, daß der Besitz von Papillen und Haaren, die Absonderung von Schleim und klebrigen Substanzen für das Festhalten und die Schlauchentwicklung der Mikrosporen von Bedeutung sind. Oft sind auch diese selbst mit Einrichtungen versehen, welche ein Festhaften an den Narben erleichtern. Viel weniger als um die anatomischen Verhältnisse hat man sich um das Zustandekommen der Narben bekümmert.

Es gibt in der ganzen Morphologie wohl kaum ein Gebiet, das so vernachlässigt ist, wie das der Narbenbildung. Aus den Lehr- und Handbüchern ist ähnlich wie bei den Staubblättern, bei denen nur die allerhäufigsten Gestaltungsverhältnisse erwähnt zu werden pflegen, weder zu entnehmen, wie die Narben zustandekommen, noch weniger wie die verschiedenen Ausbildungsformen der Narben innerhalb eines Verwandtschaftskreises miteinander zusammenhängen. Selbst Eichler[1]) begnügt sich mit der Unterscheidung von dorsalen und commissuralen Narben — erstere entsprechen der Mitte oder dem Rücken ihres Makrosporophylls, letztere — natürlich nur bei synkarpen Fruchtknoten möglich — stehen über den Verwachsungsstellen der Sporophylle. Indes ist damit eine Übersicht über die Mannigfaltigkeit der Narbenbildung in keiner Weise erreicht.

Die Fragen, um die es sich dabei handelt, sind folgende:

Gehen wir zunächst aus von einem aus Einem Fruchtblatt gebildeten (monomeren) Fruchtknoten, so sind offenbar zwei Fälle möglich: entweder das Fruchtblatt ist bis zur Spitze hin eingefaltet, die „Narbe" stellt dann — wenigstens ursprünglich — die Verwachsungsstelle (Naht) im oberen nicht mit Samenanlagen besetzten Teil des Fruchtknotens dar, oder die Einfaltung geht nicht bis zur Spitze, vielmehr wächst die nicht eingefaltete Fruchtblattspitze zur Narbe aus.

Für den ersten Fall gibt Butomus (oder Melandrium rubrum) ein Beispiel. Ein Griffel ist hier eigentlich nicht vorhanden. Die Narbenpapillen stehen an den Fruchtblatträndern. Da diese aneinanderliegen, bildet die „Narbe", die eine Doppelbildung darstellt, einen Streifen am oberen Ende des Sporophylls. Bei den Papilionaceen dagegen verlängert sich der obere, keine Samenanlagen tragende Teil des eingeschlagenen Fruchtblattes zum Griffel, nur an der Spitze ist eine Narbe ausgebildet. Der Griffel ist hier also hohl, die Narbe nicht; sie stellt die flache, schmale Spitze des Fruchtblattes dar. Man könnte diese Struktur von einer der von Butomus ähnlichen abzuleiten versuchen, indem man annimmt, die Ausbildung der ursprünglich längs der ganzen Verwachsungsstelle vorhandenen Narbenpapillen sei auf die Spitze beschränkt worden.

Freien Übergang zwischen dem ersten und dem zweiten Fall bietet z. B. Helleborus. Der Griffel besteht hier aus dem oberen, nicht verwachsenen, sondern rinnig vertieften Teil des Fruchtblattes.

Bei Laportea moroides[2]) fällt die Rinne fort, der ganze obere Teil des Fruchtblattes stellt eine allseitig behaarte Narbe dar, wie sie auch sonst bei Windblütlern sich findet.

Hier hat die Narbenbildung also auch auf die Unterseite der Fruchtblätter übergegriffen — wir werden sehen, daß sie sogar auf diese beschränkt werden kann, so daß wir also auch „ventrale" Narben antreffen.

Man kann eine Reihe aufstellen, die beginnt mit Narbenbildungen der

[1]) Blütendiagramme I, p. 6.

[2]) Allerdings liegt bei dieser Urticacee eigentlich ein aus zwei Fruchblättern gebildetes Gynaeceum vor, aber nur eines davon bildet einen Griffel bzw. eine Narbe. Das zeigt zugleich, daß bei synkarpen Gynaeceen die Zahl der Narben eine andere sein kann als die der Fruchtblätter. Gewöhnlich allerdings stimmen beide Zahlen überein.

Fruchtblattränder, dann die Oberseite und auch die Unterseite mit heranzieht und schließlich auf letztere beschränkt wird.

Als Sonderfälle mögen die „schildförmigen“ Narben angeführt werden, wie sie z. B. bei Rheum sich finden — sie kommen ganz auf dieselbe Weise zustande wie ein schildförmiges Blatt, und sind nicht wesentlich von den „knopfförmig“ angeschwollenen Narben mancher Malvaceen verschieden.

Als „Außennarben“ mögen die bezeichnet sein, die als Anschwellungen der Außenseite (der Ventralseite) synkarper Griffel sich finden. Die Narbenbildung ist dabei auf die Unterseite (Außenseite) der Fruchtblattspitzen verlegt. Es findet sich dieser Typus bei solchen synkarpen Gynaeceen, bei denen auch die Spitzen der Fruchtblätter miteinander im Zusammenhang bleiben.

Es gibt für diesen Aufbau noch zwei andere Möglichkeiten, um trotz des Verwachsenbleibens der Fruchtblattspitzen einen wirksamen Mikrosporen-Fangapparat zu bilden. Es sind das „Placentar-“ und „Röhrennarben“.

Wir können diese beiden letzten Ausbildungsformen als die am meisten abgeleiteten, d. h. von dem ursprünglichen Typus am weitesten sich entfernenden betrachten.

Wir sprechen von Plazentarnarben[1]) dann, wenn die Placenten in der Griffelspitze frei hervorragen und für die Pollenaufnahme eingerichtet sind.

Röhrennarben dagegen entstehen, wenn keine freien Fruchtblattzipfel oder Placentarnarben vorhanden sind, sondern die Narbenfunktion durch die röhrenförmige nicht mit Narbenpapillen versehene, oft eigenartig ausgebildete Griffelspitze übernommen wird.

Es soll versucht werden zu zeigen, wie diese beiden Typen zustandekommen. Schon diese kurze Übersicht über einige Haupttypen der Narbenausbildung zeigt, daß das Prinzip der Mannigfaltigkeit auch bei der Narbenbildung zutage tritt. Die folgende Einzeldarstellung wird das noch weiter erweisen.

§ 2. Einzelbeispiele.

Es kommen hauptsächlich zwei Fragen in Betracht: einmal die, ob die Narbenbildung innerhalb einer Familie — trotz aller Verschiedenheiten im einzelnen — doch eine einheitliche ist, und sodann die, ob diese Verschiedenheit eine mit der Verschiedenartigkeit der Bestäubung zusammenhängende — also eine Anpassungserscheinung ist oder nicht. Die erstere ist leichter zu beantworten als die letztere. Sie mag an einigen Beispielen besprochen werden.

Irideen. Sie besitzen einen in drei Äste auseinandergehenden Griffel. Bei einer Anzahl Irideen z. B. Freesia tritt eine Verzweigung der Griffeläste ein, die Narben sind terminal. So ist es auch bei Crocus (dessen Griffeläste nicht verzweigt sind). Jeder Griffelast ist nach oben hin eingefaltet (Fig. 1510), und stellt so ein trichterförmiges, mit einer nach oben gekehrten Spalte versehenes Gebilde dar. Als Narbe ist nur der Rand der mit Papillen besetzten Spitze tätig[2]). Die Griffeläste sind lebhaft

[1]) Sie unterscheiden sich also von den „Commissuralnarben“, welche über den Verwachsungsstellen, also den Placenten stehen, ohne daß letztere an der Narbenbildung selbst beteiligt sind.

[2]) Das ist wohl durch die bis oben gehende Einrollung bedingt. Würde die Spitze des Griffelastes über die Röhre hervorragen, so würde wohl auch ihre Oberseite mit Papillen besetzt sein.

gelbrot gefärbt. Ihre Einwölbung ergibt einen luftfeuchten Kanal. Dieser wird, abgesehen von der dadurch gegebenen größeren Biegungsfestigkeit, das Wachstum der Pollenschläuche erleichtern, die aus großen Mikrosporen hervorgehen, und einen langen Weg zurückzulegen haben.

Iris. Bei dieser Gattung werden ebenso wie bei Crocus [1]) Griffeläste und Narben besonders häufig verwechselt.

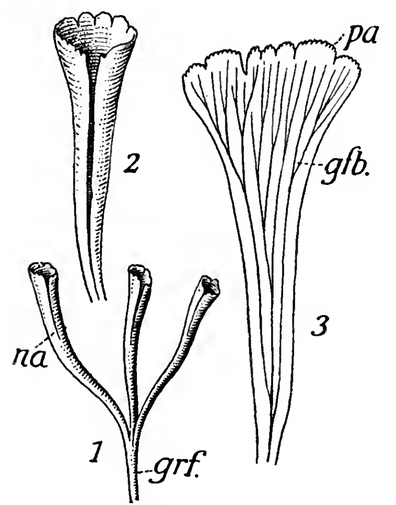


Fig. 1510. *1* Oberer Teil des Griffels *grf* von Crocus sativus mit drei Ästen (der eine links mit *na* bezeichnet). *2* Einer dieser Äste stärker vergr. Die Narbe befindet sich am Ende des eingerollten Griffelastes, *3* ein flach ausgebreiteter Griffelast. Bei *pa* Narbenpapillen. (Aus KARSTEN-BENECKE, Pharmakognosie.)

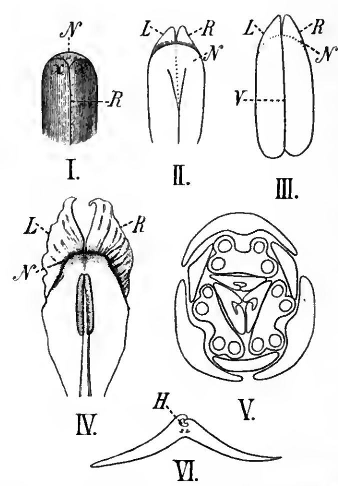


Fig. 1511. Narben- und Griffelastbildung von Iris. *I—III* Iris germanica. *I* Griffelast einer jungen Blüte von innen (oben). Die beiden Ränder x x nach oben eingekrümmt, *R* Rinne (diese Ausbildung entspricht der bei Crocus bleibenden). *II* Älterer Griffelast von unten (außen), *N* die Narbe, *L* und *R* Auswüchse der beiden Ränder des Griffelastes *IV* Iris variegata, Griffelast mit Staubblättern einer fertigen Blüte (von außen). *V* Iris Pseudacorus, junge Blüte quer. *VI* I. pumila, Griffelast quer, *H* Hohlraum (für die Pollenschläuche).

Es sind hier drei blumenblattartig gefärbte, flache Griffeläste vorhanden, die auf ihrer Außenseite einen kleinen meist annähernd dreieckigen Narbenlappen (*N* Fig. 1511) tragen. Er ist auf seiner Oberseite mit Narbenpapillen besetzt. Es sieht aus als ob die Griffeläste einfache, oben zweispitzige Blattorgane darstellten, die den Narbenlappen auf ihrer Unterseite tragen. Die (bei mehreren Iris-Arten verfolgte) Entwicklungsgeschichte ergibt aber etwas ganz anderes. Sie zeigt, daß die Griffeläste auf einem frühen Entwicklungszustand ihrer Ränder nach oben hin einkrümmen (Fig. 1511, *I*). Gewöhnlich greift an der Berührungsstelle der eine Rand etwas über den anderen über (*R* Fig. 1511, *I*). Dieser Zustand entspricht im wesentlichen (also von der anatomischen Ausbildung abgesehen) dem, welchen die Crocus-Griffeläste dauernd beibehalten.

Bei Iris tritt eine zweifache Abänderung gegenüber dem Anfangsstadium ein: Einmal eine Flügelbildung [2]) nach rechts und links, welche

[1]) Vgl. z. B. BONNER Lehrbuch, 15. Aufl. (1921) p. 635, wo angegeben wird, die Staubblätter seien von den kronenartig entwickelten „Narben" überdeckt, was durchaus nicht zutrifft.

[2]) Diese entspricht der Entstehung der unifazialen Blattspalte bei Iris (vgl. p. 283), nur daß an einem Blatte bzw. Blatteil hier zwei Flügel vorhanden sind. Deren Aus-

bedingt, daß die ursprüngliche Höhlung (*H* Fig. 1511, *V*) quantitativ ganz zurücktritt gegenüber den Flügeln *F*. Das hat natürlich in erster Linie dazu geführt, die Griffeläste für nicht röhrenförmige, sondern flache Blattorgane zu halten.

Die zweite Abänderung ist die, daß die in Fig. 1511, *I* mit xx bezeichneten Randteile der Griffeläste stark nach vorn auswachsen, während der mittlere Teil zurückbleibt. Dieser, welcher der Spitze des Fruchtblattes entspricht, wird zur Narbe. Diese bringt auf ihrer Oberseite Narbenpapillen hervor. Sie ist überragt von den beiden seitlichen Lappen (*L* und *R* Fig. 1511, *IV*), die jetzt scheinbar die zweiteilige Fruchtblattspitze bilden. Ihre Trennungslinie setzt sich fort in die auf der Oberseite des Griffelastes verlaufende, bei oberflächlicher Betrachtung wie ein hervorragender Mittelnerv erscheinende Rinne, welche die Pollenschläuche nach abwärts leitet. Die Ränder der Rinne sind so gelagert, daß man die Spalte nicht sieht. Vergleicht man diese Narbenbildung mit der von Crocus, so sieht man, daß beide Pflanzen im wesentlichen miteinander übereinstimmen. Auch bei Crocus sind ja die Griffeläste nach oben eingeschlagen bzw. eingerollt. Aber hier erkennt man das ohne weiteres, weil der „Becher“, der dadurch zustande kommt keine Flügel hat, also nicht flach wird, wie bei Iris, und auch die Spalte deutlich hervortritt. Damit ist die Entstehung der bisher unverstandenen Griffeläste und Narben von Iris befriedigend erklärt. Es ist wahrscheinlich, daß die Narbenbildung ursprünglich nicht (wie jetzt) auf den mittleren Spitzenteil jedes Fruchtblattes beschränkt war, sondern wie bei Crocus sich verhielt. Die Überdachung der Narbe durch die beiden Randteile (die ursprünglich wohl auch Narbenpapillen trugen) steht mit der oft geschilderten Bestäubung in Beziehung. Bekanntlich wird der Pollen von Apiden an dem Narbenlappen abgestreift, welcher durch die Überdachung sozusagen festgelegt ist, so daß er mit dem Rücken des eindringenden Insektenkörpers in Berührung kommt.

Papaveraceen und Fumariaceen. Auch hier treten scheinbar verschiedene Typen der Narbenbildung auf, von denen es sich fragt, ob sie sich auf Eine Ausgangsform zurückführen lassen.

Papaveraceen. Es finden sich

1. einfache und mehrfache; 2. mediane und Commissuralnarben.

a) Von „einfachen“ Narben sprechen wir, wenn die Narben in derselben Zahl wie die Fruchtblätter — also auch in derselben, wie die Placenten — vorhanden sind. Das ist bei der Mehrzahl der Fall. Bei Eschscholzia aber z. B., welche zwei Fruchtblätter hat, findet man meist vier Narben, zwei längere *M* und zwei kürzere (Fig. 1512, *VI*, *M*, *Z*), die ersteren entsprechen der Mittellinie der Fruchtblätter, sie sind also median, die anderen — die bei schwächeren Blüten auch fehlen können — stehen über den Placenten.

Die Entwicklungsgeschichte (Fig. 1512, *IV*, *V*) zeigt, daß sie später als die Mediannarben auftreten.

Sie können in doppelter Weise aufgefaßt werden: entweder liegt eine Verzweigung der Narben vor, wobei jeder mediane Karpellteil je zwei basale miteinander verschmolzene Seitenäste gebildet hätte, oder die kleineren Äste entsprechen gänzlich steril gewordenen und verspätet auftretenden Fruchtblättern. Erstere Auffassung ist die einfachere, sie wird gestützt dadurch, daß (nach PRANTL und KÜNDIG)[1]) eine andere Papaveracee (Dendromecon)

---

bildung entspricht auch den Raumverhältnissen innerhalb der Blütenknospe (vgl. Fig. 1521, V).

[1]) ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien III, 2. Abt., p. 135.

dreilappige Narben besitzt. Der Vorgang wäre dann ein einigermaßen ähnlicher, wie der bei den Ericaceen stattfindende, indem auch hier die Placenta sich an der Narbenbildung beteiligt.

Für die zweite Möglichkeit läßt sich anführen, daß die Fruchtblattzahl innerhalb der Papaveraceenreihe sehr wahrscheinlich eine Verminderung erfahren hat. Verkümmerte, nur an der Narbenbildung beteiligte Fruchtblätter

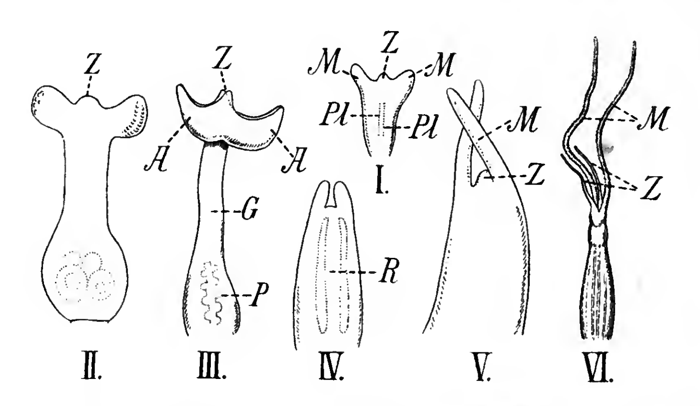


Fig. 1512. *I* u. *III* Corydalis lutea. *I* Junge Blüte, *M* Mittelteile der Fruchtblätter, *Z* Auswüchse über den Placenten *Pl*. *II* (Fumaria officinalis) und *III* ältere Pistille, *G* Griffel. *IV—VI* Eschscholzia californica. Pistille verschiedenen Alters, *M* (bei *III A*) Median-, *Z* „Commissuralnarben".

wären deshalb nichts Unerwartetes. Es würde diese Annahme sich der von LINDLEY u. a. gemachten nähern, daß in einem zweizähligen Papaveraceenfruchtknoten zwei fertile Fruchtblätter vorhanden seien. Die über den Placenten stehenden wären dann ganz steril und von den fertilen mit emporgehoben. Immerhin ist das eine etwas verwickelte Deutung. Die andere, daß es sich um eine Verzweigung der freien Fruchtblattränder handele, erscheint einfacher. Von den Seitenteilen würden dann z. B. bei den Fumariaceen die über den Placenten stehenden nicht mehr als Narben funktionieren (*Z* Fig. 1512, *I*, *II*), wie sie ja auch schon bei Eschscholzia den Spitzenteilen gegenüber zurücktreten. Anatomische Verhältnisse können aus den p. 1559 angeführten Gründen nicht maßgebend sein. Die Befunde LIGNIER'S [2]) sprechen nicht für die Annahme fertiler und steriler Fruchtblätter. Indes können die anatomischen Gründe nicht entscheidend ins Gewicht fallen.

b) Der Fruchtknoten von Papaver ist gekrönt von einer Narbenscheibe, in der eine Anzahl radialer mit Narbenpapillen ausgekleideter Streifen sich finden, die über den Placenten liegen, weshalb man sie als „Commissuralnarben" bezeichnet hat. Auch hier liegt aber nur ein von dem gewöhnlichen Verhalten abgeleitetes Verhalten vor. Wie das zustandekommt mag an dem Beispiel von Argemone mexicana erläutert werden (Fig. 1513). Der Fruchtknoten ist hier aus vier bis fünf Fruchtblättern aufgebaut. Die in derselben Zahl vorhandenen Narben entsprechen den medianen Teilen der Fruchtblätter, sie tragen auf der ganzen Oberseite Narbenpapillen. Die Narben stehen aber in ihrem oberen Teil (Fig. 1513, *III*) seitlich miteinander in Verbindung. Es entsteht so ein

[1]) O. LIGNIER, Notes anatomiques sur l'ovaire de quelques Papaveracées. Bull. de la soc. bot. de France t. 58 (1916) p. 279.

mit vier bis fünf Lappen versehener Narbenkörper, der über den Fruchtknoten herabgeschlagen ist. Wenn die Ausbildung der Narbenpapillen auf die seitlichen, einander berührenden Ränder dieser Narbenstrahlen beschränkt wäre, wie dies in Fig. 1513, *IV* durch Punktierung angedeutet ist, würde ein ganz ähnliches Verhalten wie bei Papaver entstehen. Dieser Vorgang ist meiner Auffassung nach bei Papaver eingetreten. Mit anderen Worten die Papavernarben sind durch Unterbleiben der Papillenbildung in den mittleren Teilen der Narbenlappen entstanden, die Scheibe dadurch, daß die einzelnen Narbenlappen fast ganz miteinander verschmolzen sind. Ähnliche Narbenverschmelzungen treten auch bei Cruciferen auf, sie sollen aber nicht näher besprochen werden.

Fig. 1513. Argemone mexicana. Narbenbildung. *I* Pistill von außen. Die Narben sind zu einer mit 5 Lappen versehenen Scheibe verwachsen, die Spitzen der Lappen fallen über die Placenten. *II* und *III* Querschnitt durch den Narbenkopf, *II* höher, *III* tiefer. *IV* Schema für die Bildung einer Narbenscheibe von Papaver (5 Fruchtblätter angenommen), *M* Mittelregion der Fruchtblattspitze, die Narbenstrahlen (welche die Verwachsungsstellen bezeichnen) durch Punktierung angedeutet.

Fumariaceen. Bei der nahen Verwandtschaft dieser Familie mit den Papaveraceen wird es nicht befremden, daß z. B. bei Corydalis lutea und Fumaria (Fig. 1512 *A*, *B*) noch deutlich Andeutungen von „Commissuralnarben“ vorhanden sind, betreffs deren Auffassung auf das bei den Papaveraceen Gesagte erwiesen werden kann. Jedenfalls sind sie funktionell nicht als Narben tätig. Die wirklichen Narben bilden bei Fumaria ebenso wie bei Dielytra die Spitzen der Fruchtblätter. Wenn man damit die Narbenbildung einiger Corydalisarten z. B. C. cheilanthifolia vergleicht (Fig. 1514), so scheint gegenüber von Fumaria eine große Verschiedenheit zu bestehen: es sind hier acht voneinander getrennte Narben vorhanden. Indes läßt sich leicht erkennen, daß die Verschiedenheit zustande kommt

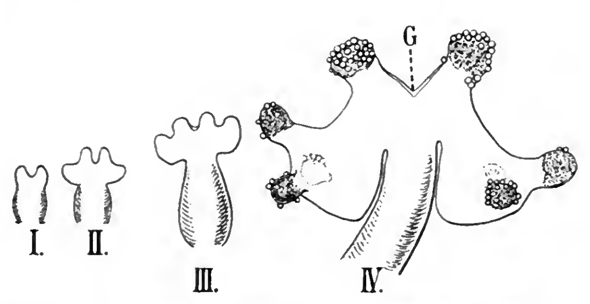


Fig. 1514. Corydalis cheilanthifolia. Entwicklung der Narben. *I* Junges Pistill mit zwei noch einfachen Narben, *II* und *III* deren Verzweigung, *IV* ein ausgebildeter Narbenkörper mit 8 Narbenstellen.

1. durch eine Verzweigung der Fruchtblattspitzen (vgl. Fig. 1514, *I*, *II*),
2. durch Beschränkung der Narbenpapillenbildung auf einzelne Stellen, also ein streckenweises Sterilwerden der ursprünglich gleichmäßig „fer-

tilen" Narbenfläche, ein Vorgang, der auch für Papaveraceen angenommen wurde.

Die Verzweigung ergibt sich ohne weiteres aus der Entwicklungsgeschichte, das Sterilwerden ist aus dem Vergleich mit Fumaria u. a. erschlossen. Daß, wie Fig. 1514 *IV* zeigt, im unteren Teil des Gesamt-Narbenkörpers oben und unten (letzterer punktiert) ein partieller Narbenhöcker sich findet, steht damit ganz im Einklang. Denn die abgeflachten Narben von Fumaria haben auf beiden Seiten Narbenpapillen, sie entsprechen einem „unifazialen" Blatteil, etwa einer Irisblattspreite in ihrer Ausbildung. Wir können uns also nicht wundern, wenn auch die fertil gebliebenen Narbeninseln auf beiden Seiten auftreten — eine Tatsache, die mir anfangs rätselhaft war.

In den bisher besprochenen Fällen befanden sich die Narben an den Enden der Fruchtblattspitzen. Wenn bei einigen Pflanzen (Berberis, Heliotropium und Verwandte, Apocyneen, Asclepiadeen) die Spitze des Narbenkörpers nicht als Narbe funktioniert, letztere vielmehr weiter unten liegt, so werden wir diese Ausnahmefälle als abgeleitete betrachten dürfen. Eine Ableitung von dem gewöhnlichen Verhalten ist auf doppelte Weise möglich: entweder man nimmt an, daß die seitliche Lage der Narben nur eine scheinbare sei, und in Wirklichkeit eine Umbiegung der Fruchtblattspitzen stattgefunden habe, und dadurch die eigentliche (spitzenständige) Lage der Narben nur verdeckt werde (Fig. 1515, *IV*). Oder man stellt sich vor, daß an einer ursprünglich bis zur Spitze mit Narbenpapillen bedeckten Narbe der obere Teil die Narbenfunktion verloren und nur der untere sie beibehalten habe. Beides scheint vorzukommen — eine sichere Entscheidung wird nicht immer leicht sein.

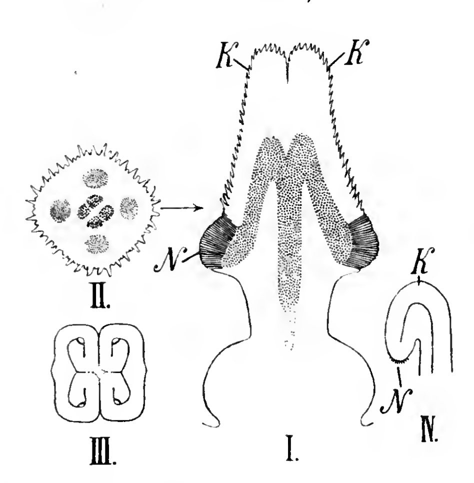


Fig. 1515. Heliotropium peruvianum. Narbenbildung. *I* Längsschnitt durch das Pistill. *II* Querschnitt durch den Narbenkopf in der Höhe des Pfeils, Leitungsgewebe durch Punktierung angedeutet. *III* Querschnitt durch den Fruchtknoten. *IV* Schema für die Annahme einer Umbiegung der Griffelspitzen. *N* Narbenstelle, *K* Spitze des Narbenkopfes.

Heliotropium (Fig. 1515). Diese Pflanze legt die erste der oben gemachten Annahmen nahe [1]). Denn das Leitungsgewebe, das zum Griffel führt, ist nach den Narben hin umgebogen. Man kann sich also das Zustandekommen durch eine Umbiegung, wie sie in Fig. 1515, *IV* schematisch angenommen ist, vorstellen. Die Entwicklungsgeschichte spricht dafür. Eigentümlich ist, daß vier Streifen von Leitungsgewebe zu der Narbenfläche gehen (an der sich eine Einteilung in vier Felder in Außenansicht erkennen läßt), gewissermaßen je einer für eine Samenanlage [2]). Hierin könnte man eine Andeutung von dem Vorhandensein von mehr als zwei Fruchtblättern

[1]) In der blütenbiologischen Literatur wird die Narbenbildung ganz unrichtig („zweiteilige Narbe") beschrieben, weil der sterile Narbenkopf als Narbe betrachtet wird.

[2]) Sie vereinigen sich weiter unten zu einem einzigen Strang von Leitungsgewebe.

erblicken. Doch kann man wohl eher darin eine Art Verzweigung des Griffels sehen, bei der es aber nicht wie sonst zur Trennung der Griffeläste kommt. Ob der sterile Narbenkopf für den „Schutz“ der Narbe oder für die Führung des Insektenrüssels, welcher die Pollenübertragung besorgt, in Betracht kommt, muß dahingestellt bleiben.

Bei Berberis ist ein Narbenkopf vorhanden, der an seinem unteren Rande die eigentliche Narbenfläche trägt, während der obere Teil mit kutikularisierten Papillen besetzt ist, also nicht als funktionierende Narbe betrachtet werden kann[1]).

Nach dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten scheint es mir unzweifelhaft, daß auch bei Berberis die Narbenbildung an der Spitze des stark umgebogenen Fruchtblattrandes stattfindet. Das schließt nicht aus, daß die oben jetzt sterile Fläche des Narbenkopfes früher auch fertil war. Jetzt ist sie das aber sicher nicht mehr. Die Narbenbildung bei Berberis ist also nur scheinbar eine „seitliche“, in Wirklichkeit eine terminale.

Ähnliche Narbenbildung wie bei Heliotropium findet sich auch bei manchen Saxifragaceen z. B. Tellima und Mitella (Fig. 1516, *III*). Die beiden Fruchtblätter sind bei diesen in ihren oberen Teilen nicht verwachsen. Jedes bildet also für sich eine Narbe. Diese liegt aber nicht terminal, sondern unterhalb der Fruchtblattspitze und weist mehrere durch Furchen getrennte Narbenfelder auf. Diese allein sind klebrig und nur zu ihnen verläuft (wie bei Heliotropium) das Leitungsgewebe. Daraus geht hervor, daß der Typus: nicht terminale Narbenfelder ein nicht ganz seltener ist und daß die Bildung von Narben und Leitungsgewebe für die Pollenschläuche miteinander in unmittelbarer Beziehung steht. Das letztere stellt sozusagen die Fortsetzung der Narben dar. Die Zweckmäßigkeit dieser „Kuppelung“ bedarf keiner Hervorhebung. Wie sie zustandekommt ist unbekannt.

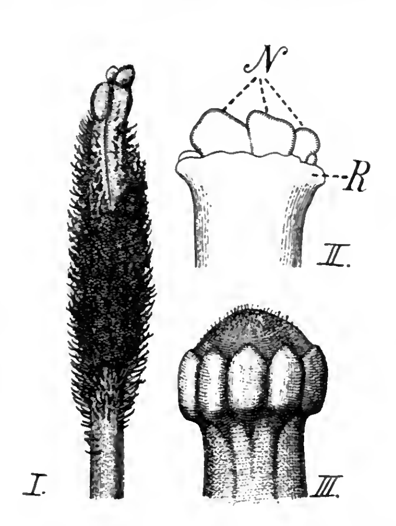


Fig. 1516. *I* Oberes Stück des Griffels von Campanula Trachelium. Die drei Narben liegen noch aufeinander, die links stehende hat die Entfaltung begonnen. Der Griffel ist dicht mit Sammelhaaren bedeckt. *II* Ledum groenlandicum, Griffelspitze. *R* Rand des Griffels, *N* die stark hervorragenden Placentarnarben. *III* Mitella pentandra, oberer Teil eines der beiden Fruchtblätter. Die 5 Narbenfelder liegen unter der Spitze.

§ 3. Placentarnarben.

Denken wir uns einen aus fünf Fruchtblättern verwachsenen Griffel, in dessen Kanal die fünf (hier natürlich sterilen) Placentarleisten verlaufen.

Bei den meisten Pflanzen hören sie unterhalb der Griffelmündung auf und bedingen höchstens die Gestaltung des Griffelkanales.. Wenn sie bis zu jener verlaufen, können sie sich auch an der Narbenbildung beteiligen. Am auffallendsten erfolgt das dann, wenn sie sich über die Narbenmündung weit herauswölben und so Narbenkörper bilden, die man ohne genauere Untersuchung für die Fruchtblattspitzen halten würde.

[1]) Vgl. Ergänzungsband p. 349.

Als Beispiel seien genannt die Ericaceen. Die untersuchten Ericaceen (Erica carnea, parviflora, Ledum groenlandicum, Pirola uniflora) sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Placenten sich an der Narbenbildung beteiligen oder diese allein übernehmen. Sie reichen also bis an (teilweise über) die Mündung des Fruchtknotens. Sie sind bei E. parviflora z. B. dicht mit Papillen bedeckt, die bei E. carnea fehlen. Es wird eine klebrige, wie es scheint fettartige Massen enthaltende Substanz ausgeschieden, welche zur Aufnahme der Pollentetraden dient, wahrscheinlich auch Material zur Bildung der Pollenschläuche liefert.

Bei Ledum groenlandicum zeigt Fig. 1516, *II* die Placentarnarben weit über den Rand *R* der Griffelröhre hervortretend, die letztere ist an der Narbenbildung nicht mehr beteiligt. Noch viel auffallender sind die Placentarnarben bei Pirola uniflora.

Das Verhalten der Placenten bei der Narbenbildung dieser Pflanzen bildet einen starken Gegensatz gegen das der Primulaceen, in deren Nähe die Ericaceen (sehr mit Unrecht!) von manchen Systematikern gestellt werden. Bei ihnen ist die Placenta nur als mit der Fruchtknotenwand nicht in Verbindung stehende zentrale Erhebung ausgebildet. Bei den Ericaceen dagegen nehmen die Placentarwülste sogar an der Narbenbildung teil. Es ist das nicht so verwunderlich, als es auf den ersten Blick erscheinen könnte. Die Plazenten erstrecken sich (natürlich ohne Samenanlagen) bei vielen Pflanzen in den Griffelkanal und nehmen an der Bildung des Leitungsgewebes für die Pollenschläuche teil. Das auf der Oberfläche dieser Placenten befindliche Leitungsgewebe ist aber, wie wir sahen, nahe verwandt mit dem auf den Narben für die Aufnahme der Mikrosporen ausgebildeten. Es ist also keine große Umbildung notwendig, um die Placenten an der Öffnung des Griffelkanals auch in die Narbenbildung mit einzubeziehen. Bei dem in Fig. 1516, *II* abgebildeten Ledum springen die Placentarnarben (fünf) weit vor, übrigens ist auch die Innenfläche des Fruchtblattrandes als sezernierende Oberfläche ausgebildet. Ähnlich ist es z. B. bei Kalmia und Rhododendron. Bei anderen Ericaceen z. B. Vaccinium treten die Placenten an der Griffelöffnung wenig oder gar nicht hervor. Das an der Öffnung hervortretende Sekret genügt, um die Pollentetraden aufzufangen. Es ist hier eigentlich eine Röhrennarbe vorhanden [1]). Offenbar aber ist die Narbenbildung in der ganzen Gruppe in ihren Grundzügen eine übereinstimmende.

Placentarnarben kommen übrigens auch in anderen Verwandtschaftskreisen vor, z. B. bei Cistus. Indes kann auf die Einzelheiten nicht eingegangen werden. Es fragt sich nur noch, wie wir das Auftreten von Plazentarnarben von dem gewöhnlichen Vorgang der Narbenbildung ableiten können. Nehmen wir an, daß ursprünglich die Fruchtblattenden die Narben bildeten und auch die Verwachsungsstellen sich beteiligen. Später bekamen letztere das Übergewicht und wuchsen zu den oft mächtigen Placentarnarben aus, während die Fruchtblattendigungen zurücktraten. Man kann aber an dem unterhalb der Placentarnarben gelegenen Saum (welcher dem Ende des Griffels entspricht) (Fig. 1516, *II R*) bei manchen Ericaceen deutlich noch die den Fruchtblattspitzen entsprechenden Hervorragungen unterscheiden. Auch ist ja dieser Saum noch an der Narbenbildung beteiligt, er tritt aber gegenüber der Placentarnarben bei manchen ganz und gar zurück.

---

[1]) Sie unterscheidet sich aber z. B. von der Viola-Röhrennarbe dadurch, daß im Griffel der letzteren die Placenten nicht hervortreten. Man kann eine Röhrennarbe auch von den Placentarnarben durch Verschwinden der Placenten ableiten. Es ist das durch Vergleich innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsreihen jeweils zu ermitteln.

Immerhin unterstützt seine Gestalt die eben vertretene Auffassung, daß die Placentarnarben eine aus dem gewöhnlichen Verhalten abzuleitende Ausbildung darstellen.

§ 4. Röhrennarben.

Wir nahmen bei den Placentarnarben eine Rückbildung der Fruchtblattspitzen an. Tritt eine solche ein an einem Griffel, in den keine Placenten sich erstrecken, so erhalten wir eine „Röhrennarbe", d. h. die Griffelröhre endigt ohne besondere Auszweigungen und ihr Ende (die Narbe) hat auch keine Papillen u. dgl. Als Beispiel sei Viola angeführt. Entsprechend der Dorsiventralität der Blüte ist die Narbe nach abwärts gerichtet. Der Griffel hat bei manchen Arten eine merkwürdige Gestalt: einmal nahe seiner Basis ein Gelenk, *G* (Fig. 1517, *IV*), dann unterhalb der Spitze sonderbare Auswüchse und Auftreibungen, welche vielleicht dazu beitragen, dem Rüssel der blütenbesuchenden Insekten die Richtung auf die Narbe zu geben (Fig. 1517, *I—III*). Es entstehen so abenteuerliche Formen, die man bei oberflächlicher Betrachtung für Narben halten könnte, während sie in Wirklichkeit höchstens indirekt an der Bestäubung beteiligt sein können.

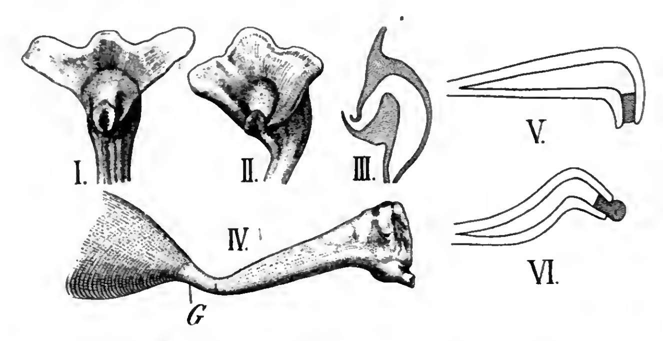


Fig. 1517. *I* Griffelkopf von Viola rosulata. Die Narbe verdeckt durch einen lippenförmigen Vorsprung. *II* Viola Cotyledon, Narbenkopf. *III* Derselbe im Längsschnitt. *IV* Griffel von Viola alba × hirta, *G* Gelenk. Der Griffelkopf befindet sich deutlich unterhalb der Röhrennarbe. *V*, *VI* Schema für den Austritt von Schleim (punktiert), bei Biegung der Griffels von Viola canina usw. (ohne besonderen Narbenkopf mit nach unten gebogener Röhrennarbe).

Ähnliche Bildungen finden sich auch bei Monokotylen, z. B. Burmannia. Hier ist das Zustandekommen der Röhrennarbe durch Rückbildung der drei Narbenlappen (von denen der untere breiter ist, als die beiden oberen) noch deutlich zu sehen.

Daß solche Narbenbildungen nur bei insektenblütigen Pflanzen möglich sind, ist klar. Bei einer windblütigen Pflanze würden Röhrennarben nur wirksam sein, wenn sie einen „Fangtropfen" ausscheiden würden, wie die Mikropyle vieler Gymnospermen. Solche Fälle sind mir bei Angiospermen nicht bekannt.

Für das Verständnis der Narbenfunktion von Viola wichtig ist, daß der Griffel ein „Gelenk" hat. Es ist das eine Verschmälerung (vielfach verbunden mit einer Krümmung) über dem Fruchtknoten. Hier ist der Griffel leicht abbiegbar. Der Hohlraum des Griffels ist mit Schleim erfüllt, der aus Quellung von Zellmembranen hervorgegangen ist.

Der Narbenkopf z. B. von Viola tricolor zeigt unten einen lippenförmigen Vorsprung. Frühere Untersucher [1]) nahmen an, diese Lippe kratze die Mikrosporen von der Oberfläche eines Insektenrüssels ab. Durch ihre Beweglichkeit bringe sie beim Zurückziehen des Rüssels den Pollen in die Schleimmasse des Narbenkopfes und verhindere dabei auch die Selbstbestäubung. Indes kommt eine Beweglichkeit nicht den Narbenlippen aller Arten zu. Bei V. cornuta z. B. fand ich die Lippe starr.

Meiner Ansicht nach ist diese Bedeutung eine untergeordnete. Es kommt folgendes in Betracht. Wenn ein Insektenrüssel den Griffel (der, wie wir sahen, ein Gelenk besitzt) beim Eindringen nach oben hebt oder auf den dicken, hohlen, elastischen Narbenkopf einen Druck ausübt, so wird dadurch von der den Narbenkopf erfüllenden Schleimmasse etwas herausgedrückt (vgl. das Schema Fig. 1507, *V*, *VI*) Das konnte — etwa in der Hälfte der untersuchten Fälle — unter dem Präpariermikroskop nachgewiesen werden. In dem Schleim bleiben die Mikrosporen kleben. Beim Aufhören des Druckes wird die Schleimmasse wieder eingeschluckt und damit gelangen die Mikrosporen in das Innere des Narbenkopfes. Nach unten kann der Schleim beim Bewegen des Griffels nicht leicht gelangen, weil dieser dort eng und mit einer Biegung versehen ist.

Es ist möglich, daß ein Austritt von Schleim (durch starke Quellung, Volumveränderung des Narbenkopfes usw.) auch ohne Mitwirkung von Tieren stattfinden kann. Auf diese Weise könnten z. B. bei Viola arvensis (die regelmäßig die Selbstbestäubung ausführt) die Mikrosporen zur Narbe gelangen.

Daraus geht hervor, daß die Röhrennarbe zu ihrer Funktion besondere Voraussetzungen erfordert — sie trat demgemäß nur bei verhältnismäßig wenigen Pflanzen auf.

Daß sie bei Viola auf die angenommene Weise entstanden ist, läßt sich auch daraus entnehmen, daß andere Violaceen noch drei Narben haben, so z. B. Schleicheria floribunda. Nur die untere davon ist funktionsfähig. Die Lippe von Viola ist wohl deren letzter Rest. Übrigens kann man in frühen Entwicklungsstufen des Violagriffels häufig noch an seinem Ende drei wenig auffallende Hervorragungen erkennen — das sind die drei frühzeitig in ihrer Weiterentwicklung gehemmten Fruchtblattspitzen.

§ 5. Zusammenfassung.

In den vorstehenden Ausführungen wurde versucht, wenigstens durch Besprechung einiger Beispiele eine Lücke in der Blütenorganographie auszufüllen und das Zustandekommen der Narben vergleichend zu verfolgen.

Dabei ergab sich hauptsächlich folgendes:

Einmal sahen wir, daß Narbenbildung auf recht verschiedene Weise stattfinden kann: wir finden neben den am häufigsten auftretenden Spitzennarben noch Röhrennarben, Placentarnarben, Außennarben u. a. Das Bild wird ein noch bunteres dadurch, daß nicht nur Verzweigungen der Fruchtblattspitzen vorkommen, sondern auch „Sterilwerden“ bestimmter Narbenteile — also derselbe Vorgang, der uns auch sonst bei der Organbildung so häufig entgegentritt. Zweitens zeigte sich, daß innerhalb eines natürlichen Verwandtschaftskreises selbst äußerlich sehr verschieden erscheinende Narbenbildungen doch demselben „Typus“ angehören. Es ist möglich, dessen einzelne Abwandlungen als solche zu verfolgen. So gelang es,

[1]) Vgl. die Literatur bei R. Lange, Über die lippenförmigen Anfänge an der Narbenöffnung von Viola tricolor. Ber. der d. bot. Gesellsch., XXXI (1913), p. 261.

die Irisnarbe als eine etwas abgeänderte Crocusnarbe zu erkennen und zu zeigen, wie innerhalb der Papaveraceen die verschiedenen Ausbildungsformen miteinander zusammenhängen.

Wir trafen auch hierbei auf das Prinzip der Mannigfaltigkeit, bildlich gesprochen auf die Erscheinung, daß die einzelnen Gruppen sich nicht begnügen mit der einmal gefundenen Lösung des Narbenproblems, sondern die erlangte Ausbildung wieder nach verschiedenen Richtungen hin abändern.

Die Frage, ob diese Abänderungen für die betreffenden Blütenformen vorteilhaft waren, ist nicht ohne weiteres zu beantworten. Zweifellos sind alle die geschilderten Narbentypen an sich „zweckmäßig“, d. h. sie besorgen die Funktionen des Festhaltens und der Keimungsanregung der Mikrosporen in erfolgreicher Weise.

Wir können aber die Eigenart der Narbenformen bis jetzt in keinem einzigen Fall als die für die betreffende Blütenform ganz besonders oder allein geeignete (sozusagen durch sie geforderte) nachweisen. Nur in ganz allgemeiner Art können wir einen Zusammenhang erkennen. Es ist z. B. selbstverständlich, daß die Narben eines mit zahlreichen Samenanlagen ausgestatteten Fruchtknotens (wie der von Papaver) imstande sein müssen, zahlreiche Mikrosporen festzuhalten. Aber daß dazu gerade die Narbenstreifen von Papaver das beste Mittel sein sollten ist nicht einzusehen. Außerdem werden zahlreiche Mikrosporen auch festgehalten von den Narben der Gräser, obwohl deren Fruchtknoten nur Eine Samenanlage besitzen. Gewiß wird dadurch die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung erhöht. Aber eine mit möglichst geringem Materialaufwand erreichte Ausbildung ist das nicht.

Dasselbe sehen wir daran, daß gar nicht selten eine Verkümmerung von Narben eintritt.

In den bisher angeführten Fällen waren alle Narben einer Blüte gleich ausgebildet, wenigstens wenn wir bei Eschscholzia die oben in den Vordergrund gestellte Auffassung gelten lassen.

Anderwärts und zwar bei dorsiventralen Blüten treffen wir aber eine Ungleichheit in der Ausbildung der Narben einer Blüte an, womit teils eine Verkümmerung teils eine Gestaltsveränderung verknüpft ist. Auch dafür mögen einige Beispiele angeführt werden.

§ 6. Ungleiche Ausbildung der Narben einer Blüte.

1. Wenn in den Lehr- und Handbüchern die Dorsiventralität der Blüten besprochen wird, so wird dabei nirgends erwähnt, daß diese sich auch auf die Narbenbildung erstrecken kann — trotzdem ist das gar nicht selten der Fall. Namentlich bei Blüten, die zwei in der Medianebene stehende Fruchtblätter (und dementsprechend wenigstens ursprünglich zwei Narben, eine nach oben und eine nach unten gekehrte) aufweisen, ist häufig die obere von der unteren verschieden, vielfach derart, daß nur eine der beiden noch bestäubungsfähig ist — anderer weniger auffallender Unterschiede nicht zu gedenken.

Die funktionsfähige Narbe ist dann meist die untere (dem Deckblatte der Blüte zugekehrte) — bei Polygala ist es die obere.

Darüber wird später zu berichten sein. Zunächst seien Labiaten genannt.

Bei Salvia Heerii (Fig. 1518, *1*) tritt die Verschiedenheit der beiden Griffeläste schon durch ihre verschiedene Färbung hervor. Der eine, untere ist viel massiger als der obere und rot, während der letztere weiß gefärbt ist. Nur der untere Griffelast trägt an seiner Spitze die kleine

dreieckige Narbenfläche *N*. Der Vergleich mit anderen Labiaten macht es sehr wahrscheinlich, daß ursprünglich die beiden Griffeläste auf ihrer ganzen Länge als Narben ausgebildet waren und dann bei dem einen, oberen Ast ein vollständiges, bei dem unteren ein teilweises Sterilwerden eintrat[1]). Bei dem bekannten, fein abgepaßten Bestäubungsmechanismus der Salviablüten ist leicht verständlich, daß die Spitze der einen (ursprünglichen) Narbe für die Bestäubung vollständig ausreicht. Ähnliches ließe sich für andere Labiaten anführen, so ist z. B. bei Phlomis fruticosa der obere Narbenast (Fig. 1518, *II*) viel kürzer als der untere, ebenso bei Scutellaria caerulea, bei der er gar nicht mehr sich vom unteren abhebt. Wenn man bedenkt, daß bei vielen Labiaten offenbar beide Narben gleich ausgebildet und auch funktionstüchtig sind, so wird man nicht wohl annehmen können, die Verkümmerung der oberen erfolge, weil er nicht mehr beansprucht werde. Er kann verkümmern, weil der untere genügt, und diese Verkümmerung entspricht der Reduktion im oberen Teil vieler Labiatenblüten (Fehlen des medianen Staubblattes, Hypotrophie der Blumenkrone). Aber die Nichtinanspruchnahme ist nicht die Ursache des Verkümmerns.

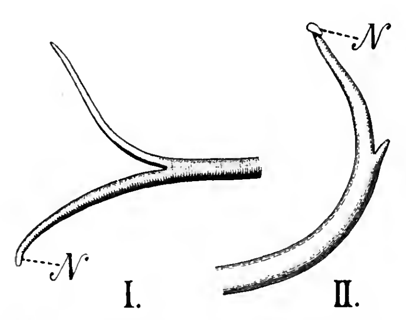


Fig. 1518. Griffelenden *I* von Salvia Heerii, oberer Griffelast weiß, steril, bei *N* Narbe des unteren Griffelastes (Fruchtblattspitze). *II* Phlomis fruticosa.

Ist diese Auffassung — wonach die Verschiedenheit der beiden Narben vor allem durch die Dorsiventralität der Blüte bedingt, aber keine Anpassungserscheinung und auch nicht infolge von Nichtbenutzung der einen entstanden ist — zutreffend, so wird auch bei anderen dorsiventralen Blüten eine Verschiedenheit der oberen und unteren Griffeläste bzw. Narben zu erwarten sein. Das kann sogar soweit gehen, daß eines der beiden Fruchtblätter ganz verkümmert, wie das bei manchen Urticifloren der Fall ist, bei denen alle Übergänge von der Ausbildung zweier Fruchtblätter (und zweier Narben) bis zum Verkümmern des hinteren nachweisbar sind. Die Reduktionen im Gynaeceum sollen indes besonders besprochen werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß auch bei den Urticifloren das Ungleichwerden der beiden Makrosporophylle mit der Blütensymmetrie in Verbindung steht — gewöhnlich übersieht man, daß auch kleine unscheinbare Blüten dorsiventral sein können (vgl. p. 298).

Besonders auffallende Verschiedenheiden an beiden Narbenlappen finden sich bei Acanthaceen.

Bei Thunbergia erecta ist der untere Lappen flach, der obere, nach seiner Oberseite hin eingerollt. Indes trugen bei den von mir untersuchten Blüten beide am Rande Narbenpapillen, während diese nach LYNCH[2]) dem unteren fehlen sollen. Ob sie an beiden funktionsfähig sind, vermag ich nicht zu sagen.

---

[1]) Wahrscheinlich ist dies auch bei anderen Salviaarten der Fall, tritt aber, wenn die beiden Griffeläste äußerlich gleich sind, weniger hervor. Bei Salvia pseudococcinea ist der obere Griffelast bedeutend länger als der untere, der wohl auch hier allein eine Narbe besitzt, ebenso verhält sich S. involucrata. Bei S. patens ist nur der untere Griffelast übrig geblieben. Es finden sich also innerhalb Einer Gattung Verschiedenheiten, die aber alle in Beziehung zur Dorsiventralität der Blüten stehen.

[2]) Vgl. KNUTH, Handbuch III, 2, p. 150.

Es ist wahrscheinlich, daß der flache untere als Hebelarm wirkt, der, wenn ein Tier darauf drückt, eine Vorwärtsbewegung des oberen Narbenlappens bedingt.

Bei anderen Acanthaceen, z. B. Strobilanthes Dyerianus, Sanchezia nobilis u. a. ist der obere Narbenlappen gegenüber dem unteren stark verkleinert — nur gelegentlich erreicht er noch dessen Größe. Bei Ruellia Devosiana fand ich den kleinen Lappen gar nicht mehr ausgebildet, höchstens könnte man eine kleine Erhebung gegenüber der Basis des größeren noch als letzten Rest des kleineren deuten.

Die merkwürdige Narbenbildung von Polygala kann hier nicht besprochen werden. Es sei nur erwähnt, daß auch in den dorsiventralen Blüten dieser Gattung die zwei Narben sich verschieden ausbilden. Die Entwicklung wurde bei P. myrtifolia erfolgt. Ursprünglich sind am Fruchtknoten zwei gleich große mediane Narben vorhanden. Aber nur die obere wird „fertil“, die untere wird steril. Eine kahnförmige Vertiefung zwischen beiden soll nach der herrschenden Meinung als „Pollenmagazin“ dienen. Das kann ich nicht als zutreffend betrachten. Ich fand den Pollen (der bei Druck auf die „Carina“ teilweise herausgeschleudert wird) der Hauptsache nach auf der inneren Hohlseite des Griffels abgelagert — das sog. Pollenmagazin ist viel zu klein dazu.

Pollen gelangt in diesen „Pollenbecher“ erst wenn die Carina herabgedrückt wird.

Immerhin kann uns diese Ausbildung überleiten zu den „umgebildeten Narben“.

§ 7. Narben mit besonderen Leistungen.

Als Funktion der gewöhnlichen Narben wurde oben zunächst die angeführt, daß sie zum Auffangen, Festhalten und zur Weiterentwicklung der Mikrosporen eingerichtet seien. Das ist die verbreitetste, aber keineswegs die einzige Leistung der Narben. Von anderen seien genannt: die Ausscheidung süß schmeckender (z. B. bei den großen Narben mancher Amaryllideen) und die kleberiger Substanzen. Die erstere wird wirken wie die der Nektarien, die andere ist dadurch von Bedeutung, daß sie einem Insektenrüssel für die Abholung von Pollen aus anderen Blüten zugute kommt.

Eine ganz besondere Ausbildung hat diese Narbenausscheidung erfahren bei den Asclepiadaceen [1]). Es ist bei ihnen eine Arbeitsteilung des Narbenkörpers eingetreten. Ein Teil hat die ursprüngliche Narbenfunktion beibehalten. Ein anderer scheidet Massen von hornartiger Konsistenz ab. Und zwar entstehen an jedem Narbenkopf fünf „Klemmkörper“, an die sich je zwei mit den Pollenmassen in Verbindung tretende Schenkel ansetzen (Fig. 1510). Die Anordnung ist so, daß durch die Beine der blütenbesuchenden Insekten je zwei, verschiedenen Antheren angehörige, Pollenmassen mit ihrem Klemmkörper herausgezogen werden. Ein Vergleich mit den verwandten Formen, namentilch den Apocynaceen, läßt deutlich erkennen, wie die Narbenausscheidung an Menge und Konsistenz zugenommen hat. Beispiele dafür, daß nicht aus Zellen bestehende Körper, sondern deren Ausscheidungsprodukte als Organe benützt werden, sind bei den Pflanzen sehr selten — bei Tieren häufig.

[1]) K. Demeter, Vergleichende Asclepiadeenstudien, Flora 115 (1922), p. 130 ff. Daselbst weitere Literatur.

Dritter Teil.

Der Griffel.

§ 1. Allgemeines über Griffelbildung.

Als „Griffel“ bezeichnet man das keine Samenanlage bergende Stück des Pistills zwischen Narbe und Fruchtknoten, wenn es sich von diesen Teilen durch seine Gestalt unterscheidet. Wo das nicht der Fall ist, wie z. B. bei vielen Ranunculaceen, kann man von einem „Griffel“ eigentlich auch nicht sprechen. Wo er auftritt, gewinnt er seine (oft beträchtliche) Länge wohl meist durch interkalare Streckung. Er ist also ein bei der Blütenentwicklung verhältnismäßig spät fertiggestelltes Organ und findet sich am auffallendsten ausgebildet auch bei stark abgeleiteten Blütenformen wie z. B. denen mancher Sympetalen.

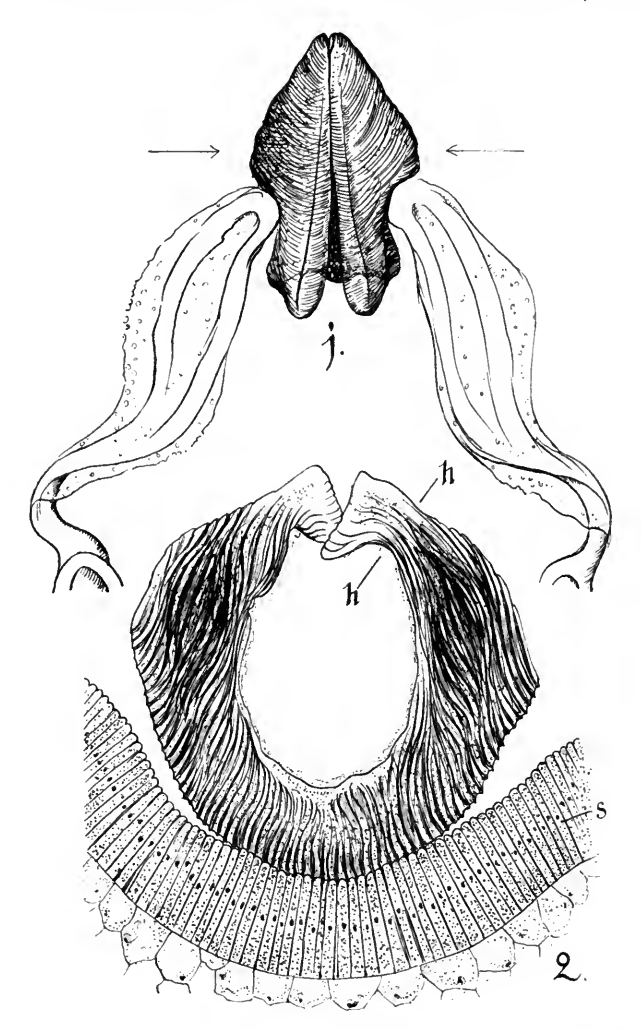


Fig. 1519. Ascilepias curassavica. *1* Klemmkörper mit den beiden Translatoren, welche sich an die Pollinien ansetzen. *2* Querschnitt durch einen Klemmkörper, darunter das Epithel des Narbenkopfes, das ihn ausgeschieden hat. (Nach Demeter.)

Die Funktion des Griffels ist ursprünglich die, die Narbe in die für die Bestäubung geeignete Lage zu bringen und die Pollenschläuche zu den Fruchtknoten zu leiten.

Der Zusammenhang zwischen der Länge des Griffels und der erstgenannten Funktion ist meist leicht ersichtlich. Daß eine Blüte von Colchicum, deren Fruchtknoten tief in der Ecke steckt, während sich die Blütenhülle über den Erdboden erhebt, einen langen Griffel haben muß, ist ebenso klar, als weshalb z. B. eine Blüte von Reseda ohne einen eigentlichen Griffel auskommen kann.

Daß statt des Griffels auch andere Teile der Blüte z. B. die Blütenachse „vikariierend" die Narbe empor heben können, wurde am Beispiele von Boenninghausenia (Fig. 1500, *I*) erwähnt — auch die aus Verwachsung des Griffels mit dem Androeceum entstandenen „Gynostemien" der Orchideen und Stylidiaceen können hier genannt werden.

Die Verschiedenheit der Griffelbildung bei den „heterostylen Blüten" soll ebensowenig besprochen werden, als die anatomischen Bauverhältnisse, welche für die Ernährung und Leitung der Pollenschläuche von Bedeutung sind. Erwähnt sei nur, daß wir als primitive Typen der Griffelbildung die betrachten, in welchen noch sterile Placenten vorhanden sind (wie z. B. bei vielen Liliaceen), als fortgeschrittene die, in welchen im Griffelkanal keine Placenten mehr vorhanden sind (z. B. Primula). Ein ursprüngliches Fehlen des Griffelkanals [1]) ist eigentlich nur dort möglich, wo der Griffel aus dem oberen nicht mit seinen Rändern verwachsenen Teil des Makrosporophylls hervorgegangen ist.

Es bildet also der Griffel normal die Fortsetzung des Fruchtknotens nach oben. In manchen Blüten ist scheinbar der Griffel seitlich am Fruchtknoten angebracht (z. B. bei vielen Rosifloren). Das ist, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, nur durch starke einseitige Hervorwölbung des Fruchtknotens zustandegekommen. Es ist also eigentlich nicht richtig, wenn man derartige Griffel als „gynobasische" bezeichnet — sie stehen nur scheinbar an der Basis des Fruchtknotens, in Wirklichkeit ebenso wie sonst an seiner Spitze.

Wie bei anderen Blütenteilen haben sich der ursprünglichen Funktion der Griffel bei manchen Pflanzen andere zugesellt. Zwar ist eine Funktionsänderung nirgends eingetreten, aber die Übernahme einer neuen Funktion ist oft ermöglicht durch eigenartige Gestaltungsverhältnisse, die auch hier zu besprechen sind.

§ 2. Griffel mit ungewöhnlichen floralen Nebenfunktionen.

Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, je nachdem es sich um eine florale oder eine postflorale Nebenfunktion handelt. Hier sollen einige Beispiele für die erstere angeführt werden.

Ohne wesentliche Gestaltsänderung dient der Griffel zunächst in manchen Blüten als Schleuderorgan für den Blütenstaub. Als Schleuderorgan kann der Griffel wirken, wenn er vorher passiv gespannt war. So im „Schiffchen" der Blüte mancher Papilionaceen, deren durch die Gestalt des Schiffchens an der Geradestreckung gehinderter Griffel bei Aufhebung der Hemmung den Pollen fortschleudert (z. B. Sarothamus vulgaris). Auch in Loranthusblüten läßt sich Ähnliches beobachten [2]).

Im zweiten Falle handelt es sich um proterandrische Blüten, deren Pollen vorläufig am Griffel aufbewahrt wird.

Wir können dabei zwei Typen unterscheiden. Der eine ist der der „Sammelhaare", der sich in verschiedener Ausbildung bei Campanulaceen, Goodeniaceen, Compositen findet. Es handelt sich dabei um auf der Außenseite der Griffel, teilweise auch der Narbenäste, befindliche Haare, auf welche der Pollen gelangt (Fig. 1516, *I*).

Höher entwickelt sind Griffel, welche besonders ausgebildete Ab-

[1]) Wenn die Placenten miteinander in Verbindung treten, können (wie bei Citrus) in einem Griffel auch mehrere Griffelkanäle vorhanden sein.

[2]) Vgl. die im Ergänzungsband (Goebel, Die Entfaltungsbewegungen) p. 326 angeführte Literatur. Daselbst auch Angaben über die Mitwirkung des Griffels bei den Entfaltungsvorgängen in einzelnen Blüten.

lagerungsstellen für die Mikrosporen ausgebildet haben, die wir als „Pollenhalter“ bezeichnen können. Voraussetzung für deren Wirksamkeit ist natürlich, daß sie in der noch unentfalteten Blüte den Staubbeuteln dicht anliegen, so daß der Pollen aus den geöffneten Antheren ohne weiteres auf die Pollenhalter gelangen oder durch die Verlängerung des Griffels herausgefegt werden kann.

Von diesen Pollenhaltern aus muß der Pollen dann durch Tiere (gewöhnlich Insekten) abgeholt und auf andere Blüten übertragen werden. Es ist diese Einrichtung also nur von proterandrischen, auf Tierhilfe angewiesenen [1]) Pflanzen zu erwarten.

Nur wenige Beispiele können angeführt werden.

Für eine eingehende Darstellung ist auf die systematische und blütenbiologische Literatur zu verweisen.

Es ist charakteristisch, daß in dem großen Verwandtschaftskreis der Campanulaceen - Goodeniaceen - Compositen die „Tendenz“ am Griffel „Pollenhalter“ auszubilden in verschiedener Ausbildung deutlich hervortritt.

Campanulaceen - Typus: Vgl. Fig. 1516, *I*, Griffel oder (z. B. bei Camp. macrostylis) die Außenseite der Narben) dicht mit Haaren besetzt, in denen der von den Antheren entleerte [2]) Pollen haftet; die Staubblätter verschrumpfen frühzeitig (noch vor Öffnen der Blütenknospe), während der Griffel sich noch stark verlängert. Die Sammelhaare des Campanulagriffels erfahren später merkwürdige Veränderungen, namentlich eine Einstülpung [3]). Ob die Meinung, dieser Vorgang sei eine Einrichtung, welche das leichtere Abstreifen des Pollens durch Insekten begünstige, zutrifft, scheint mir zweifelhaft. Bei den Compositen wenigstens findet der Abtransport des Pollens auch ohne die merkwürdige Gestaltveränderung statt, welche die Sammelhaare der Campanulaceen zeigen und auch bei diesen selbst geht es ohne die Einstülpung. Freilich könnte man anführen, daß die letzteren mit dem Pollen sparsamer umgehen müssen als die ersteren — sie haben im Fruchtknoten zahlreiche Samenanlagen, die Compositen nur eine, deshalb könnte es von Bedeutung sein, daß die Entfernung des Pollens schließlich erleichtert wird. Indes bedarf die Frage jedenfalls genauerer Untersuchung.

Von dem Campanulaceentypus lassen sich zwei weitere ableiten: der Goodeniaceentypus und der Compositentypus.

Beim ersteren handelt es sich darum, daß die Bildung der Sammelhaare örtlich beschränkt wird und durch Gewebewucherung ein becherförmiges oder zweilippiges Gebilde entsteht, in welches der Pollen gelangt.

Der Compositentypus ist dadurch entstanden, daß die Antheren zu einer Röhre zusammenschließen, aus der der mit Haaren besetzte Griffel (mit den Narbenästen) den Pollen als „Fegebürste“ bei seiner Verlängerung hinausbefördert [4]).

Beim Goodeniaceentypus bildet sich am Griffel unterhalb der Narbe ein Auswuchs, welcher außen Haare trägt.

Das dadurch entstandene Gebilde (der „Pollenbecher“) wurde früher

---

[1]) Daß bei manchen z. B. Campanulaceen auch (durch Überkrümmung der Narben) Selbstbestäubung eintreten kann, ändert an den im Text hervorgehobenen Beziehungen nichts.

[2]) Wie das erfolgt, ist nicht näher untersucht, vermutlich findet in den Staubblättern eine „Absaugung“ des Wassers statt, welche eine Öffnung der Antheren bedingt.

[3]) Vgl. Jost, Die Griffelhaare der Campanulablüte, Flora 111/112 (1918), p. 478.

[4]) Betr. der sonstigen Eigenschaften des Griffels (Reizbarkeit usw.) vgl. im Ergänzungsband.

(weil er eine Zeitlang die Narbe einhüllt) als „Indusium“ bezeichnet, ein Ausdruck, der besser auf die Sorushüllen der Farne beschränkt bleibt.

Als Beispiel sei Scaevola Koenigii genannt (Fig. 1520).

Öffnet man Blütenknospen mittlerer Größe von dieser Goodeniacee, so sieht man den Griffel über die Staubblätter hervorragen (Fig. 1520, *I*). Nahe der Griffelspitze befindet sich der Pollenbecher *Ph*, welcher oben weit offen ist und auf seinem Grund die noch nicht funktionsfähige Narbe birgt. Der Auswuchs entsteht schon früh (Fig. 1520, *IV—V*), er bildet später am Rande und auf der Außenseite des Pollenbechers borstenförmige Haare, die dazu beitragen mögen, daß bei der Verlängerung des Griffels der aus den Antheren noch nicht von selbst herausgefallene Pollen aus diesen herausgefegt wird. Später wird der Griffel von den Staubblättern überragt. Der Pollen fällt in den Pollenbecher. Dieser schließt sich (Fig. 1520, *VI*) und der Griffel biegt sich nach unten. Man kann durch einen Druck auf den Rand des Pollenbechers Pollen hervortreten lassen — was auch bei Insektenbesuch geschehen wird. Später wächst die zunächst noch unentwickelte Narbe des Pollenbechers hervor (Fig. 1520, *III*) und drückt dadurch die noch über ihr befindliche Pollenmenge heraus. Offenbar wird die Narbe erst spät befruchtungsfähig — eine Selbstbefruchtung trat bei der von mir untersuchten Pflanze nicht ein.

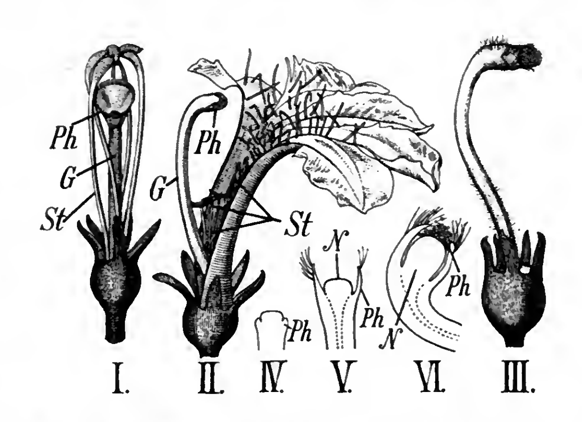


Fig. 1520. Scaevola Koenigii. *I* Junge Blüte nach Entfernung der Blumenkrone. Die Staubblätter *St* stehen über dem Pollenbecher *Ph*, da der Griffel *G* noch kurz ist. *II* Entfaltete Blüte, *G* Griffel mit geschlossenem Pollenbecher. *III* Griffel mit entwickelter aus dem Pollenbecher hervorgetretener Narbe. *IV—VI* Entwicklung des Pollenbechers im Längsschnitt. *N* Narbe.

Die zahlreichen Abwandlungen des „Compositentypus“ können hier nicht geschildert werden. Erinnert sei nur an die p. 178 und 181 erwähnte Tatsache, daß in den weiblichen Compositenblüten die Fegebürste am Griffel nicht ausgebildet ist.

Einfach gebaute Pollenhalter haben manche Proteaceen. Bei den zwei in Fig. 1521 abgebildeten Grevillea-Arten wird der Pollen abgelagert auf einer Verbreiterung des Griffels unterhalb der noch unentwickelten Narbe (*Ph* Fig. 1521, *IV*). Der Druck des Griffels gegen die Antheren in der Knospe begünstigt offenbar die Ablagerung der Pollenmassen (deren es in Fig. 1521, *II* 8 sind) auf der Griffelverbreiterung. Die Narbe entwickelt sich erst später.

Diesem Fall sei der analoge der Marantaceen angeschlossen, deren Griffel gleichfalls eine Ablagerungsstelle (*P* Fig. 1521) für den Pollen besitzt[2]).

---

[1]) Vgl. z. B. Entfaltungsbewegungen (Erg.-Bd.) (1920), p. 327.

[2]) Vgl. Eichler, Beitr. zur Morphologie und Systematik der Marantaceen. Abh. der Preuß. Akad. der Wissensch. v. J. 1883. Darin ist die ältere Literatur angeführt.

Der Griffel ist aus drei Fruchtblättern aufgebaut, die sich aber in ungleicher Weise an der Narbenbildung beteiligen — entsprechend der Asymmetrie der ganzen Blüte. Bei Thalia dealbata wird ein Teil des Griffels (entsprechend einem Griffelast) sogar petaloid, später ist der Griffel schraubenförmig gekrümmt — ein lehrreiches Beispiel für den Zusammenhang zwischen asymmetrichem Bau und schraubenförmiger Einkrümmung. Die Griffel der anderen untersuchten Marantaceen suchen sich (durch ungleichseitiges Wachstum) annähernd in Einer Ebene einzukrümmen, werden aber an der Ausführung der Krümmung durch ein sie dicht umhüllendes Blatt der Blütenhülle (das „Kapuzenblatt") verhindert. Der Pollen liegt auf einer Abflachung bzw. Einsattelung der oberen, konvexen Griffelseite. Dieser Abflachung liegt die Anthere in der Knospe dicht an (was namentlich auch bei Thalia dealbata deutlich hervortritt).

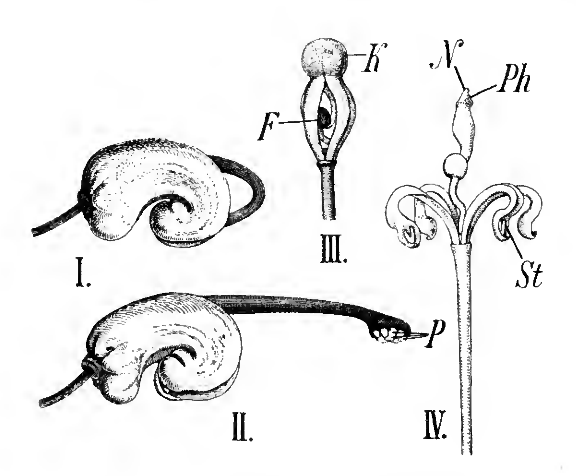


Fig. 1521. *I* und *II* Grevillea rosmarinifolia. Blütenentfaltung. *P* Pollenmassen am Pollenhalter. *III* Gr. vestita. Blütenentfaltung. *K* Kappe, *F* Fruchtknoten, *N* Narbe, *Ph* Pollenhalter, *St* Staubblätter. *I* u. *II* 2×. *III* u. *IV* 4×.

Die großen etwas klebrigen Pollenkörner, die von der Anthere innerhalb der Blütenknospe entleert werden, liegen dort wie ein Haufen eiserner Kanonenkugeln in den alten Festungen. Bei manchen Arten ist nach außen am Griffel eine Drüse vorhanden (*D* Fig. 1521), die ein klebriges Sekret absondert. Man könnte sie für die Narbe halten, aber es scheint (wie Delpino vermutet), daß sie nur eine Klebesubstanz für den Insektentransport des Pollens liefert. Dieser wird, wenn ein Druck auf das Kapuzenblatt ausgeübt wird durch den elastisch gespannten Griffel auf das Insekt oder ein Blatt der Blütenhülle abgeschleudert. Er wird dann offenbar so abgestreift, daß er in die Narbe, welche beinahe als eine Röhrennarbe bezeichnet werden kann, gelangt. Eine Selbstbestäubung kann eintreten. Da in der ganzen Blüte nur eine halbe Anthere vorhanden ist, könnte man annehmen, es stehe damit der merkwürdige hier nur angedeutete Apparat in Beziehung, der eine größere Sicherheit der Bestäubung bedinge, als sie bei dem sonst üblichen Abholen des Pollens aus den Antheren geboten ist. Indes ließe sich nur in der Heimat der Pflanzen feststellen, ob tatsächlich die Einrichtung eine Sicherung der

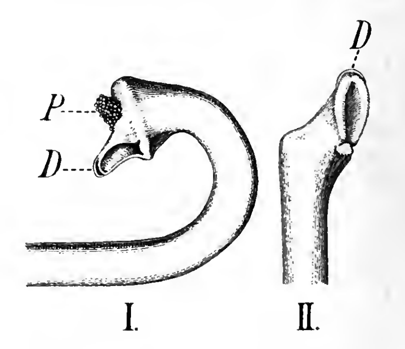


Fig. 1522. Griffel und Narbenbildung von Maranta grandiflora. *P* Pollenmasse auf dem Pollenhalter, *D* Drüse.

Bestäubung herbeiführt oder ob es sich um eine der zahlreichen Organbildungen handelt, die durch die Eigenart der betreffenden Pflanzenfamilie bedingt, aber nicht durch „Anpassung“ erworben sind.

Die nach dem Abblühen auftretenden Veränderungen in den Blüten sollen zwar später gesondert besprochen werden. Indes mögen die Veränderungen, welche der Griffel in einigen Blüten erfährt, hier um so mehr angereiht werden, als es sich nur um wenige Fälle handelt.

§ 3. Postflorale Nebenfunktion der Griffel.

Diese bieten ein besonders deutliches Beispiel für eine wirkliche Umbildung. In der großen Mehrzahl der Blüten vertrocknen die Griffel nach der Befruchtung: es bleibt nur der Fruchtknoten übrig. Bei manchen Blüten entwickelt sich der Griffel unter starkem Längenwachstum weiter und tritt nun in den Dienst der Fruchtverbreitung entweder als Flugapparat oder als Klettvorrichtung. Das erstere findet statt bei einigen Ranunculaceen (z. B. Pulsatilla, Clematis und Rosifloren wie Geum montanum). Der Griffel wächst hier im Verlaufe der Fruchtentwicklung noch stark heran und erreicht durch seine zahlreichen langen Haare eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung, die ihn zu einem Flugapparat geeignet macht. Am Ende des so umgestalteten Griffels befindet sich die abgestorbene Narbe.

Zu einer Klettvorrichtung wird der sich hakenförmig krümmende Griffel postfloral bei Geum urbanum (und anderen Geum-Arten), Polygonum virginianum und Grammocarpus uncinatus [1]).

Man kann diese postfloral vor sich gehende Weiterentwicklung der Griffel sich wohl derart vorstellen, daß der durch die Befruchtung erfolgende Reiz zur Weiterentwicklung, der sonst nur den Fruchtknoten betrifft, sich in diesen Fällen ausnahmsweise auch auf den Griffel erstreckt. Die andere Möglichkeit, daß die Weiterentwicklung der Griffel für gewöhnlich durch eine Aushungerung von seiten des Fruchtknotens (bzw. der Samen) verhindert werde, kann deshalb nicht in Betracht kommen, weil bei Ausbleiben der Befruchtung dann eine Weiterentwicklung des Griffels eintreten müßte, wofür mir kein Beispiel bekannt ist.

Ein anderes hierhergehöriges Beispiel wurde schon bei Besprechung der Pistillentwicklung erwähnt. Es ist die Ausnützung des langen schnabelförmigen Griffels mancher Geraniaceen zur Samenverbreitung. Das den „Schnabel“ bildende Perikarp löst sich in 5 Streifen ab, an deren Basis je ein Samen befestigt ist, der entweder abgeschleudert oder mit Hilfe des Perikarp-Anhängsels verbreitet (teilweise auch in den Boden eingebohrt) wird.

Vierter Teil.

Rückbildungserscheinungen im Gynaeceum.

§ 1. Verringerung der Zahl der Samenanlagen.

Wiederholt wurde bei der Schilderung des Gynaeceum-Aufbaues auf die dabei wahrnehmbaren Reduktionserscheinungen hingewiesen. Da sich die Rückbildungsreihen hier besonders deutlich nachweisen lassen und auch zum Verständnis der Fruchtbildung von Bedeutung sind, so sei hier noch besonders darauf hingewiesen.

---

[1]) Letztere Pflanze ist mir unbekannt. Vgl. Hildebrand, Das Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1875, p. 87.

Es handelt sich dabei um die Zahl der Samenanlagen und die Zahl und Ausbildung der Fruchtblätter. Als ursprünglichere Form der Fruchtknoten haben wir zweifellos die zu betrachten, welche mehrere Samenanlagen enthalten. Man kann zuweilen deutlich durch Übergangsstufen deren Verminderuug bis auf Eine beobachten — nur sind nicht bei allen derartigen Fruchtknoten die Reste der verkümmerten Samenanlagen erhalten.

So haben z. B. unter den Fumariaceen die meisten (z. B. Corydalis) mehrsamige Kapselfrüchte, Fumaria aber besitzt einsamige Schließfrüchte. Indes sind im Fruchtknoten (Fig. 1512, *II*) noch vier Samenanlagen vorhanden, von denen sich nur Eine, die größere, zum Samen weiter entwickelt. Offenbar kommen alle Übergänge vor von Fruchtknoten, die mehrere, anscheinend gleich zur Weiterentwicklung befähigte Samenanlagen besitzen, zu solchen mit zweierlei entwicklungsfähigen und nicht entwicklungsfähigen. Letztere treten dann nur noch als Rudimente und schließlich gar nicht mehr auf.

Zunächst ist — obwohl es eigentlich zur Besprechung der Fruchtbildung gehört — daran zu erinnern, daß bei manchen Pflanzen von den im Fruchtknoten vorhandenen, anscheinend gleichen und (falls sie befruchtet werden), der Weiterentwicklung fähigen Samenanlagen regelmäßig die meisten fehlschlagen.

Im dreifächerigen Fruchtknoten von Quercus sind z. B. 6, in dem fünffächerigen von Tilia 10 Samenanlagen vorhanden. Aber nur eine davon entwickelt sich gewöhnlich zum Samen — die anderen gehen zugrunde — nur gelegentlich bringen es einige zur Weiterentwicklung.

Es ist meines Wissens nicht untersucht, ob die zehn Samenanlagen alle untereinander gleich sind und ob etwa die übrigbleibende, die erst befruchtete oder eine beliebige, kräftiger als die anderen ausgestattete ist. Jedenfalls ist klar, daß sie die Reservestoffe erhält, die sonst auf 6 oder 10 Samen verteilt worden wären und daß, teleologisch gesprochen, die Pflanze Einen gut ausgestatteten großen Samen der Bildung von mehreren kleinen vorzieht.

Während hier es anscheinend dem Zufall überlassen ist, welche Samenanlagen sich nicht weiter entwickeln, sind in anderen Fällen manche von vornherein zum Verkümmern verurteilt, weil sie nicht vollständig ausgebildet, oder sonst minderwertig sind.

Ein interessantes Beispiel bieten die Caprifoliaceen [1]).

Bei Leycesteria ist ein fünffächeriger Fruchtknoten vorhanden. Jedes Fach enthält zahlreiche, zweizeilig angeordnete Samenanlagen, die alle gleich sind und sich zu Samen entwickeln können. Symphoricarpus hat nur 4 Fruchtblätter. Die in die Mediane der Blüte fallenden zwei Fächer haben zwei Zeilen von Samenanlagen, die verkümmern, die beiden seitlichen nur je Eine, die befruchtet werden können [2]). Die Samenanlagen der verkümmernden Fächer sind anscheinend normal aufgebaut, aber um die Hälfte kleiner als die der fertilen Fächer — sie vertrocknen allmählich, sind aber auch in der reifen Frucht noch kenntlich. Es kann meiner Ansicht nach keinem Zweifel unterliegen, daß die Fächer mit mehreren Samenanlagen das ursprünglichere Verhalten aufweisen, daß also in den einsamigen eine Verringerung der Zahl mit entsprechender Vergrößerung der einzigen übriggebliebenenen Samenanlage eintrat. Bei

---

[1]) Vgl Familler, Biogenet. Untersuchungen usw., Flora 82 (1896), p. 157.

[2]) Auf diese Samenanlagen zu ist auch das Leitungsgewebe für Pollenschläuche stärker entwickelt. Ob, wenn diese Samenanlagen entfernt werden, etwa die kleinen befruchtet werden können, wäre zu untersuchen.

manchen Caprifoliaceen fand das in allen Fächern des Fruchtknotens statt (so bei Sambucus), bei anderen trat eine Verkümmerung der Samenanlagen, die in Mehrzahl vorhanden sind, ein.

Bei Viburnum z. B., das dreifächerige Fruchtknoten hat, sind zwei sterile Fächer und ein fertiles vorhanden. Jene haben mehrere, dieses nur Eine Samenanlage. Aber die verkümmernden Samenanlagen sind nicht mehr vollständig entwickelt, das Integument wird nicht mehr ausgebildet oder nur schwach angedeutet. Sie verwachsen mit ihrem Nucellargewebe (in dessen Embryosackanlage abnorme Kernteilungen auftreten können). Später verschwinden sie dann. Irgendeine physiologische Funktion dieser verkümmernden Samenanlagen ist nicht erkennbar, wohl aber können wir uns, wie das oben versucht wurde, ein Bild machen, wie aus dem ursprünglich mit mehreren Samenanlagen in allen Fächern versehenen Fruchtknoten der Caprifoliaceen die verschiedenen jetzt vorhandenen Typen sich ableiten lassen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei den verwandten Valerianeen, wie in § 2 ausgeführt werden soll. Diese weisen deutlich auf eine ganz ähnliche Reduktion hin, wie wir sie bei den Caprifoliaceen annahmen, nur geht sie bei den Valerianeen noch erheblich weiter. Denn bei Centranthus sind „Nebenfächer" überhaupt nicht mehr vorhanden, die zwei sterilen Fruchtblätter beteiligen sich nur noch am Aufbau des Griffels und der Narben. Damit ist ein Fruchtknoten erreicht, der mehr als Ein Fruchtblatt aber nur Eine Samenlage enthält.

Ebenso ist z. B. bei Cannabis eines der beiden Fruchtblätter steril, nimmt aber noch an der Narbenbildung teil. Bei Urtica u. a. bildet aber nur noch Ein Fruchtblatt die Narbe. Damit wäre die weiteste Reduktionsstufe des Gynaeceums erreicht, wenn man nicht annehmen will, daß auch der Rest des Fruchtblattes verkümmern kann.

Wie bei allen verkümmernden Organen kann also auch bei den Samenanlagen das Stehenbleiben auf sehr verschiedener Entwicklungsstufe erfolgen, und gelegentlich können auch solche verkümmernden Samenanlagen sich normal entwickeln. So verkümmert bei den Umbelliferen z. B. regelmäßig in jedem Fach eine Samenanlage schon früh — gelegentlich aber kann sie sich weiter entwickeln und befruchtet werden. Die Tatsache, daß in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen sehr deutlich z. B. auch bei Ranunculaceen und Papilionaceen sich eine ontogenetische Reduktion der Samenanlagen beobachten läßt, berechtigt dazu, eine solche auch dann annehmen, wenn die verkümmerten Samenanlagen nicht mehr sichtbar sind. So haben z. B. die Fruchtblätter von Clematis neben einer basalen Samenanlage noch Reste von aus den Fruchtblatträndern entspringenden, Ranunculus hat nur noch die basale. Daß diese auch hier den Rest einer einst größeren Zahl darstellt, ist eine gut begründete Annahme.

Sie ist auch von Bedeutung für die Theorien, die über die „primitiven" Formen der Angiospermen aufgestellt wurden, Theorien, welche indes dem Plane dieses Buches entsprechend hier nicht zu erörtern sind.

§ 2. Beispiele für Reduktionen in der Bildung der Placenten und Narben.

1. Dikotylen.

a) Cucurbitaceen[1]). Die meisten Gattungen besitzen drei Fruchtblätter mit drei dicken parietalen Placenten (Fig. 1523, *A*), die zahlreiche

[1]) Vgl. J. Kratzer, Die verwandtsch. Beziehungen der Cucurbitaceen usw., Flora 110 (1918), p. 278.

Samen tragen. Die Zahl der Fruchtblätter kann aber bei Echinocystis, Cyclanthera und Sicyos auf Eines herabsinken. Fig. 1523 zeigt einige Übergangsbildungen. In *A* den typischen aus drei Fruchtblättern (b_1 b_2 b_3) aufgebauten Fruchtknoten von Cucurbita mit drei Placenten. In *B* einen mit zwei Fruchtblättern von Cyclanthera. Hier ist aber meist nur Ein Fruchtblatt ausgebildet. Auch in Fig. 1523, *C* könnte man Ein solches annehmen. Aber der Vergleich mit *B* spricht dafür, daß zwei Fruchtblätter vorhanden sind, bei denen aber je nur Ein Rand Samenanlagen hervorbringt. Das sehen wir z. B. in *D*: Hier ist Eine der drei Plazenten ganz steril, die anderen sind es zur Hälfte, nur das Fruchtblatt b_1 ist fertil. Bei Sechium und Sicyos ist die Zahl der Samenanlagen auf Eine verringert.

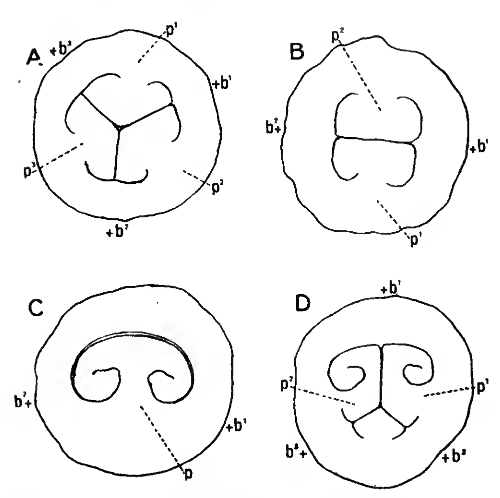


Fig. 1523. Fruchtknotenquerschnitte. *A* Cucurbita Pepo (3 fertile Placenten p_1, p_2, p_3). *B* Cyclanthera pedata (2 fertile Placenten). *C* Dieselbe mit einer fertilen Placenta (aus 2 halbfertilen Fruchtblättern). *D* Echinocystis lobata mit 2 halbfertilen Placenten aus einem fertilen Fruchtblatt. (Nach Kratzer.)

b) Valerianeen[1]). Der Fruchtknoten ist aus drei Fruchtblättern aufgebaut, enthält aber nur Eine Samenanlage. Die Reduktion betrifft hier den Fruchtknoten, die Narben sind noch in Dreizahl vorhanden. Der Fruchtknoten zeigt seine Reduktion schon dadurch, daß er nur Eine Samenanlage enthält. Es ist also Ein fertiles Fach im Fruchtknoten vorhanden. Indes lassen sich außer dem einen fertilen Fach bei manchen Valerianeen noch zwei sterile (mit einer bis zwei verkümmernden Samenanlagen) nachweisen, besonders deutlich bei Valerianella und Fedia. Bei Centranthus dagegen sind sterile Fächer nicht mehr ausgebildet. Die Reduktion ist also noch weiter fortgeschritten. Wenn auch die oberen Teile der Fruchtblätter der Verkümmerung anheimfallen, so würde die Verkümmerung nur noch durch Vergleich zu erschließen sein. Unterschiede im Grade der Reduktion können nicht nur bei verschiedenen Angehörigen Einer Familie, sondern auch bei den verschiedenen Exemplaren einer „Art" auftreten, wenngleich bei letzteren in geringerem Grade. Aber es ist natürlich nicht zu erwarten, daß in jeder Familie die Reduktion sich noch durch Übergangsbildungen verfolgen läßt. In der großen Familie der Compositen z. B., deren Gynaeceum aus zwei Fruchtblättern aufgebaut ist, ist stets nur Ein fertiles Fach ausgebildet — die Angabe, daß bei Arctotis noch zwei sterile Fächer vorhanden seien, beruht wohl auf einem Irrtum.

2. Monokotylen.

Bei den Gräsern[2]) ist die Zahl der Samenanlagen allgemein auf Eine

[1]) E. Asplund, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kgl. Svenska Vetensk. Ak. Handl., Bd. 65, At. 3, Stockholm 1920. (Darin ist auch die ältere Literatur angeführt.)

[2]) Vgl. J. Schuster, Über die Morphologie der Grasblüte, Flora 100 (1919), p. 252.

verringert. Die Fruchtblätter treten in bei den einzelnen Formen ungleicher Zahl auf. Ursprünglich sind am Aufbau des Gynaeceums drei Fruchtblätter beteiligt, bei den Formen, welche noch drei Narben haben (Streptochaeta, Bambusaceen u. a.), tritt das noch deutlich hervor. Bei den meisten schlägt das median vordere Fruchtblatt ganz fehl, es sind nur noch zwei vorhanden. Auch von diesen kann eines noch der Verkümmerung anheimfallen (so z. B. bei Nardus stricta). Von hier aus wäre natürlich nur noch ein kleiner Schritt bis zur vollständigen Einblättrigkeit des Pistills.

Ähnlich ist es bei anderen einsamigen monokotylen Pistillen.

Oft erwähnt z. B. ist der Aufbau des Pistills der Kokospalme (Cocos nucifera). Die ursprüngliche Zusammensetzung aus drei Fruchtblättern und das Vorhandensein von drei Samenanlagen läßt sich schon daraus erschließen, daß drei „Keimlöcher" in dem harten Endokarp vorhanden sind, von welchen freilich nur eines, das unter der einzigen wirklich ausgebildeten Samenanlage liegende so beschaffen ist, daß der Keimling (von dem als Saugorgan entwickelten Kotyledo abgesehen) aus dem Endokarp hervortreten kann.

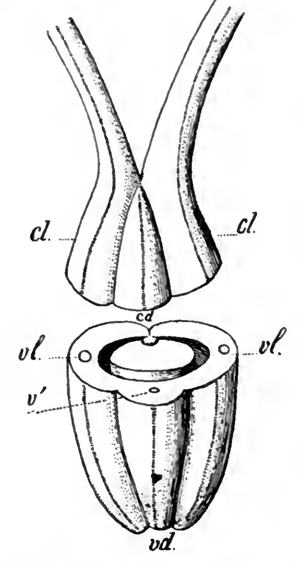


Fig. 1524. Schema für den Pistillbau der Gräser (nach SCHUSTER). *cl* Die beiden lateralen Fruchtblätter, an deren oberer Verwachsungsstelle eine Samenanlage steht. Jedes hat ein Leitbündel (*vl*) und einen Griffel mit Narbe. *vd* weiteres nur in seinem unteren Teil ausgebildetes Fruchtblatt, das auch ganz fehlen kann.

§ 3. **Rückblick auf das Gynaeceum.**

Von den auf p. 1613 aufgeworfenen Fragen wurde die erste — die nach dem Zustandekommen des Gynaeceums — in der vorstehenden Darstellung zu beantworten versucht. Sie ist auch in der Literatur die am meisten behandelte.

Die zweite dagegen ist so gut wie gar nicht aufgeworfen worden. Sie lautet: in welcher Beziehung stehen beim Gynaeceum Gestalt und Funktion, oder mit anderen Worten: lassen sich die Verschiedenheiten, welche wir antrafen, als jeweils durch „Anpassung" entstanden betrachten oder handelt es sich auch hier, bildlich gesprochen, um die Lösung einer Aufgabe, welche auf sehr verschiedene Weise stattfinden kann ohne daß man die eine als zweckmäßiger gegenüber den anderen betrachten kann? Wer der Überzeugung ist, daß alle spezifischen Unterschiede im Kampfe ums Dasein erworbene Anpassungsmerkmale darstellen, muß auch die Verschiedenheiten im Aufbau des Gynaeceums als für die betreffenden Pflanzen nützliche betrachten. Eine solche Auffassung durch tatsächliche Nachweise zu begründen, dürfte aber ein vergebliches Bemühen sein. Wenigstens hat bis jetzt noch niemand nachweisen können, daß z. B. für die Primulaceen eine freie Centralplacenta, für die Umbelliferen ein unterständiger Fruchtknoten, für die einen Pflanzen eine parietale, für die anderen eine septale Placentation nützlicher als eine andere Aus-

bildung des Fruchtknotens sei. Vielmehr können wir auch hier nur sagen, daß die Mannigfaltigkeit der Organbildung größer ist, als die der „Aufgaben“, welchen die Organbildung dient. Jede der einzelnen Gynaeceumsformen führt zum „Ziele“ der Fruchtbildung. Aber wir sehen „es geht so, es ginge aber auch anders“. Daß z. B. ein Ranunculus ein apokarpes Gynaeceum mit lauter einsamigen Früchten bildet, ist an sich nicht „zweckmäßiger“, als wenn er ein synkarpes mit zahlreichen Samen hervorbringen würde, wie dies z. B. eine Nigella tut. So wie der Ranunculus nun einmal beschaffen ist, ist die Art wie er sein Gynaeceum bildet für ihn wohl die leichteste. Aber sie aus einer Anhäufung kleiner nützlicher Variationen ableiten kann man nicht. Die verschiedenen Ausbildungsformen des Gynaeceums sind für die betreffenden Pflanzen relativ zweckmäßig, aber nicht zweckmäßiger als andere.

Wenn der Verf. immer wieder auf diese Probleme zurückkommt, so geschieht es deshalb, weil wir zwar an allgemeinen Erörterungen darüber keinen Mangel haben, aber keiner der Autoren es unternommen hat, seine Anschauungen durch die Untersuchung einer bestimmten Organgruppe zu stützen.

Fünftes Kapitel.

Die Abblüherscheinungen (oder die „postfloralen“ Veränderungen).

§ 1. Einleitung.

Die meisten Blüten haben nach ihrer Entfaltung eine sehr kurz begrenzte Lebensdauer. Sie gehen, auch wenn keine Befruchtung stattgefunden hat, meist rasch zugrunde. Man wird diese Kurzlebigkeit nicht allein der Tatsache zuschreiben können, daß die Blüten keiner Weiterentwicklung (abgesehen von der mit Fruchtbildung verknüpften) fähig sind und gewissermaßen wie Parasiten auf den Vegetationsorganen leben. Es sind vielmehr wahrscheinlich eigenartige Stoffwechselvorgänge, die bedingen, daß z. B. die Blüte von Cereus nycticalus nach wenig Stunden sich wieder schließt, dann welk wird und abfällt, und auch bei anderen kurzlebigen Blüten kann man nicht wohl annehmen, daß sie etwa aus Mangel an Atmungsmaterial oder weil sie nicht mehr wachstumsfähig sind, so rasch zugrunde gehen. Doch wissen wir über die näheren Ursachen nichts.

Wenn man bedenkt, daß manche Pflanzen ihre Blätter abwerfen, wenn man den Topf ins Wasser stellt, andere schon bei Beschädigung des Wurzelsystemes, wie es beim Umtopfen bzw. Verpflanzen [1]) eintritt, einen Teil ihres Laubes verlieren — eine Erscheinung, die auf der Entstehung schädlicher Stoffwechselprodukte beruhen dürfte —, so wird es sehr wahrscheinlich, daß auch bei den Blüten analoge Verhältnisse in Betracht kommen.

Von den Veränderungen, die sich in den Blüten nach dem Abblühen abspielen, werden meist nur die zur Fruchtbildung führenden berücksichtigt. Diese sind natürlich auch organographisch in erster Linie wichtig. Aber auch die in anderen Teilen der Blüte als im Gynaeceum eintretenden Vorgänge sind von Bedeutung.

---

[1]) Z. B. Albizzia lophantha, Urera baccifera, Poinsettia pulcherrima u. a. Es sei darüber auf eine spätere Mitteilung verwiesen.

Sie bestehen, wie schon C. F. Gärtner[1]) hervorgehoben hat, in einer (gewöhnlich an die Befruchtung gebundenen) Weiterentwicklung einzelner Blütenteile und in einem Absterben anderer. Aber auch dabei treffen wir wieder das Prinzip der Mannigfaltigkeit, und die mit diesem gegebenen Probleme.

Außerdem knüpfen sich an den Abblühvorgang eine Reihe ökologischer und physiologischer Fragen. Man kann z. B. annehmen, daß es im Interesse von Pflanzen, bei denen die Pollenübertragung durch Insekten stattfindet, liegt, daß die „auffälligen" Teile von Blüten, die nicht mehr bestäubungsfähig sind, entfernt oder doch unansehnlich werden. Unnütze Insektenbesuche dieser Blüten werden dadurch vermieden. Da wir aber auch bei windblütigen Pflanzen ganz ähnliche Vorgänge antreffen, können solche Nützlichkeitserwägungen erst in zweiter Reihe in Betracht kommen. Ferner fragt es sich, w o d u r c h der Abblühvorgang bedingt ist — ob er ebenso stattfindet wenn die Blüte befruchtet, als wenn sie nicht befruchtet ist, eine Frage, der C. F. Gärtner eingehende Untersuchungen gewidmet hat. Und da, wie wir sehen werden, bei nicht wenigen Blüten auch andere Teile als das Gynaeceum sich infolge der Befruchtung weiter entwickeln, so ist zu untersuchen, ob diese Weiterentwicklung eine für die Fruchtentwicklung oder Fruchtverbreitung förderliche ist oder nicht.

§ 2. **Veränderungen der Blütenachse bei befruchteten Blüten.**

In vielen Blüten verläuft der Abblühvorgang so wie ihn A. P. de Candolle beschrieben hat, „les étamines se flétrissent et tombent dans le plus grand nombre des cas, les pétales suivent leur sort . . . le stigmate et le style se flétrissent et tombent d'ordinaire . . . . . ." [2]).

Indes ist diese Schilderung keine allgemein zutreffende — noch weniger eine einigermaßen erschöpfende — was sie ja auch nicht sein will. Es wird notwendig sein, die Abblühvorgänge nicht nur für die der Blüte zugehörigen, sondern auch für die mit ihr zusammenhängenden Organe festzustellen. Daß sich die Wirkung der Befruchtung auch auf nicht unmittelbar daran beteiligte Teile erstreckt, haben wir bei Moosen und Pteridophyten schon gesehen. Auch bei Samenpflanzen tritt das auffallend hervor, zunächst dadurch, daß die Weiterentwicklung unterbleibt, wenn keine Samenbildung eintritt. Bei Acacia-Arten, Calliandra u. a. z. B. werden die ganzen Blütenstände, wenn keine Fruchtbildung eintritt, abgeworfen — die Lebensdauer der Infloreszenzen wird also durch die Befruchtung erheblich verlängert. Bei den kurzlebigen männlichen Blüten[3]) von Calliandra tetragona z. B. sehen wir, daß die langen dünnen Filamente einige Stunden nach dem Aufblühen schlaff herunterhängen. Die Infloreszenzachsen selbst werden gelblich und später an ihrem basalen Gelenk glatt abgeworfen. Bekannte andere Beispiele sind die männlichen Blütenstände von Corylus, Quercus u. a., die selbstverständlich von vornherein zu einer kurzen Lebensdauer verurteilt sind, da eine Weiterentwicklung nach der Befruchtung für sie ausgeschlossen ist.

Von anderen extrafloralen Teilen kommen namentlich auch Blattorgane in Betracht.

Die zwei violettroten Hochblätter, welche die Blütenstände von Dalechampia Roezliana begleiten, sind zur Blütezeit flach ausgebreitet und

[1]) C. F. Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse, Stuttgart 1844.

[2]) A. P. de Candolle, Organographie végétale, t. II, p. 1 (1827).

[3]) Die Fruchtknoten verkümmern bei den von mir untersuchten Blüten früh; die Pflanze scheint diöcisch zu sein.

stellen einen (für das menschliche Auge) sehr auffallenden „Schauapparat“ dar. Nach der Befruchtung schließen sie sich über der jungen Frucht zusammen und werden beim Abblühen grün. Sie funktionieren dann offenbar als Laubblätter weiter, während z. B. die grellroten Hochblätter an der Basis der Blütenstände von Bilbergia ohne zu ergrünen vertrocknen.

Die Hochblätter, welche den Blütenkopf mancher Compositen (z. B. Taraxacum officinale) umgeben, schließen den Blütenkopf nach der Blüte. Daß sie den heranreifenden Früchten Schutz darbieten, dürfte experimentell leicht zu beweisen sein.

Von den Teilen der Blüte, welche postfloral Veränderungen erleiden, sei zunächst die Blütenachse erwähnt. Wir lassen dabei die Bewegungen, die sie vielfach postfloral ausführt, außer Betracht, da diese im „Ergänzungsband“ behandelt sind.

Die Veränderungen der Blütenachse können sowohl den Teil unterhalb der Blütenhülle als den darüber befindlichen betreffen.

a) Abgesehen von den mit der Festigung des Blütenstiels und der mit der Stoffzuleitung in Verbindung stehenden, kommen in Betracht Umänderungen, die mit der Verbreitung und dem Reifevorgang der Früchte zusammenhängen.

Als Beispiel sei genannt Laportea moroides. Die weiblichen Blüten dieser Urticacee sind — obwohl sie offenbar windblütig sind — stark dorsiventral ausgebildet. Dem entspricht auch eine Krümmung, die sie ausführen. Die Plusseite, auf welcher die Blütenhülle (Fig. 1525, *II* und *III*) auch stärker heranwächst, ist die konvexe. Auf der konvexen Seite des Blütenstiels tritt nun (durch sehr starke Vergrößerung der Zellen) eine fleischige Anschwellung ein, die sich zu einem beerenartigen Gebilde gestaltet, das zur Fruchtverbreitung durch Tiere dient. Übrigens wird auch der postfloral herangewachsene Teil der Blütenhülle gleichfalls fleischig. Da ganze Blütenstände diese postflorale Umbildung der einzelnen, dicht gedrängten weiblichen Blüten erfahren, so bieten sie einen auffallenden Anblick dar: Es sind Knäuel roter fleischiger Gebilde.

I. II. III.

Fig. 1525. Laportea moroides. *I* Längsschnitt durch eine weibliche Blüte, Blütenstiel punktiert, Perigon schraffiert. *II* Längsschnitt durch eine (durch einseitig stärkeres Wachstum des Blütenstiels) um 180° gedrehte Frucht. *III* Älteres Stadium Das obere Perigonblatt ist stark gewachsen und fleischig geworden. Im Blütenstiel die Zellreihen durch Striche angedeutet.

Viel bedeutendere Größe erreicht die postflorale Anschwellung des Blütenstiels bei Anacardium: Die Nußfrucht sitzt hier auf einem birn-

[1]) Das erfolgt auch, wenn keine Fruchtansatz, eintritt. Aber es unterbleibt dann der Verschluß und die Abwärtskrümmung der jungen Frucht.

förmigen Körper, der durch Färbung und Beschaffenheit ganz einem „Fruchtfleisch“ gleicht, ebenso wie dies der Fall ist mit den becherförmigen Teilen der Blütenachse von Rosa u. a.

Daß die Blütenachse auch anders als fleischig ausgebildet werden kann, zeigt das harte krugförmige, außen mit Haken besetzte „Receptaculum“ von Agrimonia u. a., — dieselbe Erscheinung, die wir z. B. für die Perigonbasis von Mirabilis und manche Kelche anzuführen haben werden.

b) Veränderungen der Blütenachse oberhalb der Blütenhülle. Hier handelt es sich entweder wie in den oben angeführten Fällen um ein Fleischig- und Gefärbtwerden (z. B. Fragaria) oder um eine starke Verlängerung der Blütenachse.

Der erstgenannte Vorgang ist in seinem äußeren Verlauf so bekannt, daß er keiner weiteren Schilderung bedarf. Der letztere findet sich in sehr auffallender Weise bei einigen „geokarpen“ Pflanzen z. B. Arachis hypogaea. Hier wächst der Teil der Blütenachse unmittelbar unterhalb des zunächst noch kleinbleibenden Fruchtknotens zu einem langen Stiele aus, der sich der Erde zuwendet (Fig. 1461). Man hat ihn mit einem (wohl kaum notwendigen) besonderen Namen als „Karpopodium“ bezeichnet. Das Ganze macht einen ganz wurzelähnlichen Eindruck.

Ganz ähnlich verhält sich eine andere „geokarpe“ Pflanze Kerstingiella geocarpa, während bei Voandzeia subterranea der Blütenstiel es ist, welcher sich postfloral abwärts krümmt und die junge Frucht in die Erde biegt [1]). Welche Bedeutung das für das Heranreifen der Arachisfrüchte hat, wurde p. 1562 kurz erwähnt [2]) — für die anderen geokarpen Pflanzen liegen, wie das für Trifolium subterraneum später Anzuführende zeigen wird, die Verhältnisse teilweise etwas anders. Jedenfalls sehen wir schon an diesen Beispielen, daß der durch die Befruchtung ausgeübte Reiz recht verschiedene Wachstumserscheinungen in den weiterer Entwicklung noch fähigen Achsenteilen von Blüten veranlassen kann.

§ 3. Veränderungen der Blattgebilde der Blüten.

Es kommt teils eine Entfernung, teils eine Weiterentwicklung der Blütenhülle in Betracht.

Der äußere Teil der Blütenhülle, der Kelch, wird beim Abblühvorgang nicht so häufig entfernt wie die Blumenkrone. Vielfach bleibt er stehen und oft erfährt er (bei anderen Pflanzen, die eine einfache Blütenhülle haben, diese) eine eigenartige postflorale Weiterentwicklung, welche der Frucht auf verschiedene Weise zugute kommen kann: entweder umhüllt der Kelch nur die junge Frucht [3]) oder er ist für deren Weiterverbreitung von Bedeutung.

Ersteres ist z. B. der Fall bei Hyoscyamus — man sieht deutlich, daß der von dem herangewachsenen Kelch umgebene Teil des Perikarps (das sich mit einem Deckel öffnet) weniger derb gebaut ist, als der freie und könnte glauben, die Frucht müsse sich eben wegen dieser dichten Umhüllung mit einem Deckel öffnen. Das wäre aber ein Irrtum, denn Deckelkapseln finden wir z. B. auch bei Przewalskia tangutica [4]) (Fig. 1526), bei welcher der Kelch postfloral riesig heranwächst (er erreicht ein

---

[1]) Vgl. H. Harms in Ber. der d. bot. Gesellsch., XXVI (1908), p. 225.

[2]) Vgl. eine noch nicht gedruckte Arbeit des Herrn Schmucker.

[3]) Vgl. z. B. Fig. 77, II des Erg.-Bd. (Entfaltungsbewegungen) von Geranium anemonaefolium.

[4]) Pascher, Über einen Fall von weitgehender postnuptialer Kelchvergrößerung bei einer Solanacee, Flora 101 (1900), p. 268.

2—3000 mal größeres Volumen als zur Blütezeit) und als grüne, zuweilen gänseeigroße Hülle vielleicht auch durch seine Assimilationstätigkeit von Bedeutung ist. Später löst sich die Frucht samt dem Kelch ab und kann durch den Wind weiter gerollt werden. Schließlich wird der Kelch durch Verwitterung des Parenchyms gitterförmig, so daß die dem geöffneten Perikarp entstammenden Samen dann durch seine Öffnungen herausfallen können.

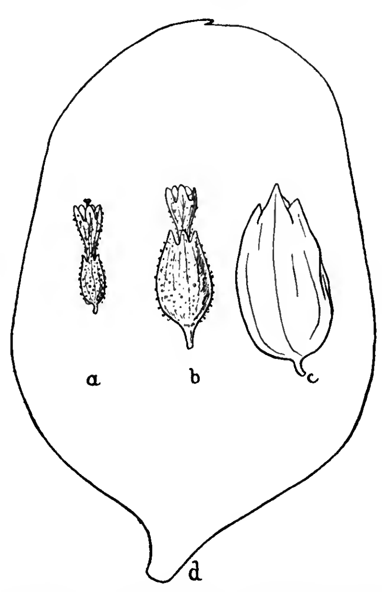


Fig. 1526. Przewalskia tangutica (nach Pascher), postflorales Kelchwachstum, *a* zur Blütezeit, *b*, *c*, *d* postflorale Vergrößerung des Kelches.

Bekannt sind die die Beerenfrüchte von Physalis umgebenden lebhaft rot gefärbten Kelche. Bei anderen Solaneen tritt eine postflorale Kelchvergrößerung ein ohne Färbung der Kelche, z. B. bei Nicandra physaloides. In eigentümlicher Art findet die postflorale Weiterentwicklung des Kelches bei einigen Convolvulaceen[1]) statt, deren vergrößerte Kelchblätter nach innen Wasser ausscheiden, so daß die Frucht sozusagen in einem Wasserbade heranreift. Wie weit ihr das etwa von Nutzen ist, wäre experimentell festzustellen (Fig. 1527 und 1528).

Zahlreiche andere Beispiele für das postflorale Heranwachsen wie z. B. das der „Pappus"strahlen von Valeriana, der Kelchflügel von Dipterocarpus könnten noch angeführt werden. Genannt seien nur noch Kelchblätter, die fleischig werden. An den kindskopfgroßen Früchten von Dillenia indica fallen sie jedem Besucher des tropischen Asiens ohne weiteres auf. Daß sie die Stelle des Fruchtfleisches vertreten, ist klar (Fig. 1529). Auch bei viel kleineren Früchten finden wir aber denselben Vorgang, namentlich häufig bei Urticifloren (vgl. das für Laportea moroides Angeführte). Als Beispiel sei Urera baccifera genannt (Fig. 1530). Der Vergleich verschieden alter Früchte zeigt, daß zunächst der Fruchtknoten sich erheblich vergrößert, dann die 4 ursprünglich kleinen Perigonblätter heranwachsen, fleischig werden und die einseitig gekrümmte Nußfrucht fast oder ganz umhüllen. Dabei wachsen die zwei auf den Flachseiten der Frucht stehenden Perigonblätter stärker als die beiden anderen. Die reife Frucht gleicht, zumal sie glänzt und weiß gefärbt ist, sehr einer Beere (mit der man sie früher, wie der Namen besagt, auch verwechselt hat) und löst sich sehr leicht ab. Sie ist also zur Verbreitung durch Vögel sehr geeignet.

Ähnliche Vorgänge finden sich in demselben Verwandtschaftskreise bei Morus, Ficus[2]) u. a. Wir sahen aber bei einer anderen Urticiflore (Laportea), daß die „physiologische" Beerenbildung auch auf anderem Wege zustandekommen kann — dort war der Blütenstiel mit daran beteiligt. Die reifende Frucht bedingt offenbar stoffliche Veränderungen,

[1]) N. Svedelius, Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen, Flora 96 (1906), p. 231 ff.

[2]) Bei letzterer Pflanze kommt außerdem in Betracht, daß auch die becherförmige Inflorescenzachse heranwächst und fleischig wird.

Fig. 1527.

Fig. 1527. Stictocardia tiliaefolia (nach SVEDELIUS). *a* Knospen, *b* Blüten, *c* junge Frucht, *d* solche mit vergrößerten Kelchblättern.

Fig. 1528.

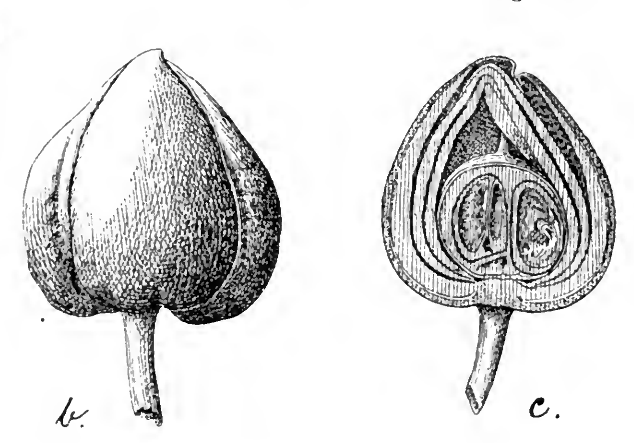


Fig. 1528. Stictocardia tiliaefolia, *a* Frucht mit ausgewachsenen Kelchblättern von oben, *b* von der Seite, *c* im Durchschnitt. Die Höhle ringsum die Frucht ist mit Flüssigkeit erfüllt. (Nach SVEDELIUS.)

welche zu dem anatomisch (nicht morphologisch) gefaßten Vorgang der „Beeren“bildung führen. Je nach der Empfindlichkeit für den dadurch ausgeübten Reiz kann entweder das Perikarp, das Perigon oder ein Teil der Blütenachse die entsprechenden Veränderungen erfahren.

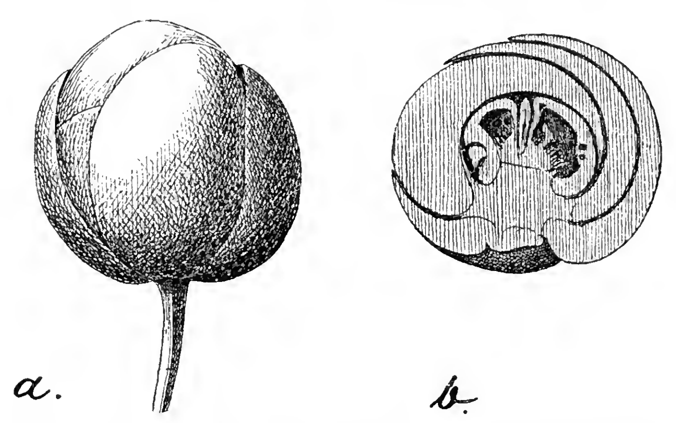


Fig. 1529. Dillenia retusa. Die Frucht ist an den fleischig gewordenen Kelchblättern eingehüllt (nach SVEDELIUS).

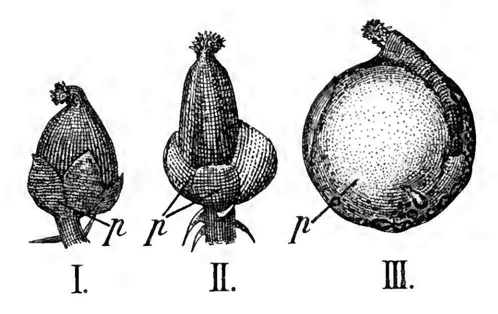


Fig. 1530. Urera baccifera. Junge und ältere Früchte *I* nach dem Abblühen von der Breitseite, *p* Perigonblätter, *II* etwas älter von der Schmalseite, man sieht, daß die auf der Breitseite stehenden Perigonblätter stärker angeschwollen sind. *III* Reife Frucht von der Breitseite: die fleischig gewordenen Perigonblätter hüllen sie fast ganz ein.

Es würde zu weit führen, diesen Umänderungen auch bei anderen Familien z. B. den Bromeliaceen nachzugehen. Das Fleischigwerden ist aber — ebenso wie bei den Kelchen — nur ein Einzelfall für die postfloralen Veränderungen von Blütenhüllen.

Besonders eigentümlich ist das Verhalten der (einfachen) Blütenhülle bei einigen Phytolaccaceen und Nyctaginaceen. Bei Rivina aurantiaca und Riv. purpurascens ist ein zur Blütezeit weißes (bei letztgenannter Art oben rötlich gefärbtes) Perigon vorhanden. Dies wird nach dem Abblühen grün (offenbar durch Ergrünen der zur Blütezeit farblosen Leukoplasten)[1]) und legt sich dem Fruchtknoten an — ob durch stärkeres Wachstum der Außenseite oder Erschlaffung der Innenseite habe ich nicht untersucht. Ein solches „Anlegen“ der bleibenden Kelche ist übrigens sehr häufig — es findet auch da statt, wo es sich um einen „Schutz“ der heranreifenden Frucht nicht handeln kann, z. B. bei den männlichen Blüten von Sagittaria montevidensis.[2]) Bei Mirabilis[3]) bleibt

[1]) Der Vorgang wurde anatomisch nicht geprüft.

[2]) Man kann es hier als Überbleibsel aus der Zeit betrachten, in der noch Zwitterblüten vorhanden waren, und somit ein „Schutz“ der jungen Frucht durch den Kelch nützlich sein konnte.

[3]) Vgl. REICHE, Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen

postfloral der untere Teil des Perigons stehen, während der obere abgeworfen wird. Der erstere behält seine embryonale Beschaffenheit viel länger als der letztere. Er bildet eine allseitig geschlossene, kugelige, harte, nußartige Hülle („induvium"), in welcher der mit einem dünnen Perikarp umgebene einsamige Fruchtknoten liegt. Die schon bei Hyoscyamus erwähnte Korrelation zwischen der Ausbildung des Perikarps und dessen postfloral weiter entwickelter Hülle tritt hier deutlich hervor. Wenn außerhalb des Perikarps stehende Teile die anatomische Ausbildung erhalten, welche sonst das Perikarp erfährt, bleibt dieses ebenso dünnwandig wie z. B. die Samenschalen, die in einer harten Schließfrucht eingeschlossen sind. Ob die Korrelation eine direkte ist: d. h. also ob bei frühzeitiger Entfernung des „Induviums" das Perikarp eine andere als seine sonst eintretende Ausbildung erhält, ist nicht untersucht. Es ist auch möglich, daß das Perikarp gar nicht mehr die Fähigkeit einer stärkeren postfloralen Weiterentwicklung besitzt. Jedenfalls ist klar, welche Bedeutung diese postfloral weiter entwickelten Hüllen haben.

Weniger zweifellos ist dies z. B. bei den zu großen, dreieckigen Klappen auswachsenden Perigonblättern von Atriplex, deren Verhalten experimentell gehäuft werden sollte.

Die Blumenkrone zeigt bei manchen Pflanzen — namentlich solchen, bei denen sie sich periodisch öffnet und schließt — postfloral eine Schließbewegung bzw. Unterbleiben der Öffnungsbewegung. Aber meist folgt dann rasch Vertrocknen oder Abwurf. Als Beispiel sei Cotyledon metallicus erwähnt.

Bei dieser Pflanze wird die Blumenkrone nicht abgeworfen. Sie schließt sich nach dem Verblühen (Fig. 1531, *III*) allerdings nicht mehr so vollständig wie im Knospenzustand (Fig. 1531, *I*). Die Perigonblätter sind ziemlich fleischig ausgebildet und vertrocknen nachher allmählich, — möglich, daß ein Teil des in ihnen ursprünglich vorhandenen Wassers von dem heranwachsenden Fruchtknoten verbraucht wird, der durch das Perigon hindurch auch kaum einen Transpirationsverlust erleiden wird.

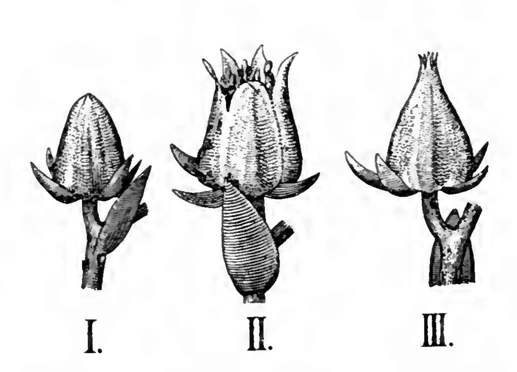


Fig. 1531. Cotyledon metallicus. *I* Blüte mit noch geschlossener, *II* mit geöffneter Blumenkrone, *III* nach dem Abblühen.

Im übrigen ist die Blumenkrone dazu verurteilt, entweder an Ort und Stelle zu vertrocknen, abgeworfen oder sonst entfernt zu werden, Vorgänge, die durch Übergänge verbunden sein können. Auch können innerhalb einer Familie Verschiedenheiten auftreten. So lösen sich z. B. bei Lilium und Allium die Perigonblätter ab, bei Ornithogalum vertrocknen sie. Am auffallendsten ist es, daß bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen die Blumenkrone im frischen, lebenden Zustand abgeworfen wird. Es geschieht das bei den Pflanzen, die an der Basis der einzelnen Blumenblätter oder der sympetalen Blumenkrone eine „Trennungsschicht" aus-

der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. w. Bot., XVI (1885), p. 647.

bilden. Es ist ein überraschender Anblick, wenn man z. B. unter einem Baum von Cassia corymbosa einen Teppich von frischen, gelben Blumenblättern findet, oder die schönen großen Blumenkronen von Impatiens Oliverii unter der Pflanze herumgestreut sieht. Wenn dagegen die schön blauen Blumenkronen von Exacum affine erst mißfarbig werden, dann vertrocknen, so kann man sagen, daß die einen Blumenkronen „in Schönheit sterben", die anderen nicht, — wenigstens was den Vorgang an der Pflanze selbst betrifft — auch die frisch abgefallenen Blumenkronen gehen natürlich bald zugrunde.

Übrigens wiederholen sich bei ihnen die Verschiedenheiten, welche auch die Laubblätter aufweisen. Die einen lösen sich — vermöge einer nahe ihrer Einfügungsstelle auftretenden Trennungsschicht — ab, werden also abgeworfen, die anderen, z. B. die von Quercus Robur vertrocknen und werden nicht aktiv, sondern passiv entfernt. Wie man diesen Vorgang bei manchen Pflanzen auch außerhalb der Zeit, in der er normal stattfindet, hervorrufen kann, so auch das Abstoßen der Blumenkronen[1]).

Vielleicht ist aber die Verschiedenheit, die im Verhalten der Blumenkronen angeführt wurde, mehr eine scheinbare als eine wirkliche. Auch bei den anscheinend frisch abgeworfenen Blumenkronen handelt es sich vielleicht darum, daß im oberen Teil eine Herabsetzung des Turgors eintritt (die bei den vertrocknenden ebenfalls wohl das erste Stadium des Absterbens darstellt), während eine untenliegende Zellschicht den Turgor verstärkt und so die Trennung einleitet. Daß eine Turgorverminderung dem Absterben vorangeht, sahen wir ja auch bei den Filamenten von Calliandra tetragona, ebenso beruht auf ihr die postflorale Verkürzung der Staubblätter, Griffel und mancher Blumenkrone mancher Compositen[2]) — die sich bei den dorsiventralen Blüten einiger Senecio-Arten (z. B. S. junceus) als Einrollung nach außen bemerkbar macht.

Auf die Mitwirkung der heranwachsenden Frucht bei Entfernung der toten Blumenkronen soll — da das eine rein physiologische Frage ist — nicht näher eingegangen werden. Sie kann bei einer und derselben Pflanze verschieden erfolgen. Bei Impatiens noli tangere z. B. lösen sich die Blumenkronen der chasmogamen Blüten wie bei anderen Impatiens-Arten ab — die der kleistogamen werden als Mütze von dem sich streckenden Fruchtknoten emporgehoben. Wahrscheinlich geht die Blumenkrone hier so frühzeitig zugrunde, daß sie von der heranwachsenden Frucht rein mechanisch entfernt werden muß. Einige Compositen aber z. B. Taraxacum officinale erreichen dasselbe dadurch, daß ein Stück der jungen Frucht zwischen Fruchtknoten und Pappus sich streckt und so die toten Blumenkronen aus dem geschlossenen Involucrum herausschiebt[3]) — auch in dieser Beziehung bleiben die Blütenköpfe der Compositen dem in ihnen verwirklichten Genossenschaftsprinzip treu.

Im Androeceum beschränken sich die postfloralen Veränderungen auf die Absterbe- und Entfernungsvorgänge. Es mag das damit zusammenhängen, daß die Staubblätter überhaupt nicht mehr wachstumsfähig sind, alles Material und alle Energie wird zur Mikrosporenbildung verwendet.

Dem entspricht, daß das einzige bisher bekannt gewordene Beispiel einer postfloralen Weiterentwicklung durch steril gewordene Staubblätter, also Staminodien, gegeben ist. Es sind das die früher (p. 1612) angeführten merkwürdigen Schleuderorgane einiger Urticifloren.

---

[1]) Vgl. Fitting, Das Verblühen der Blüten. Die Naturwissenschaften 1921, p. 1. Daselbst neuere Literatur.

[2]) Vgl. Ergänzungsband p. 365.

[3]) Vgl. Ergänzungsband p. 90.

Diese Staminodien verhalten sich also ähnlich wie z. B. die Pappusstrahlen der Valerianablüten. Diese sind auch zur Blütezeit eingekrümmt und wachsen mit der Fruchtentwicklung heran. Da sie aber keine Hemmung durch den Fruchtknoten erfahren (dieser ist bei Valeriana unterständig), so können sie sich ohne Hemmung gerade strecken. Wir können also einigermaßen verstehen, wie die merkwürdige ballistische Leistung jener Staminodien zustandegekommen ist: Weiterentwicklung infolge eines mit der Fruchtbildung verbundenen Reizes, Hemmung durch den Fruchtknoten, starke Dorsiventralität (wie sie auch bei den Filamenten der Staubblätter vorhanden ist) und Auslösung der Spannung, wenn die Einfügung der Frucht locker geworden ist.

Auch am Pistill selbst beschränkt sich der Reiz, welcher die Weiterentwicklung bedingt, nicht immer auf den Fruchtknoten. Es wurde oben schon angeführt, daß manche Griffel postfloral zu Verbreitungsorganen der Frucht auswachsen. Eine sehr auffallende Weiterentwicklung zeigen auch die Gynostemien mancher tropischer Orchideen [1]). Infolge der Befruchtung schwellen sie sehr stark an, werden grün und bleiben lange Zeit auf dem heranreifenden Fruchtknoten sitzen [2]). Nach Fitting's Untersuchungen wird der Reiz, welchen diese Weiterentwicklung bedingt, ausgelöst durch eine dem Pollen außen anhaftende in Wasser lösliche organische Verbindung (bzw. Verbindungen), die man zu den sog. „Hormonen" rechnen kann. Auf die Einwirkung derartiger, sei es von den Mikrosporen bzw. den Pollenschläuchen, sei es von den befruchteten Eizellen usw., abgegebenen „Reizstoffe" kann man auf die postflorale Weiterentwicklung der oben genannten übrigen Blütenteile vermutungsweise zurückführen. Ob bei den Pflanzen, bei welchen sich nur das Pistill weiterentwickelt, solche „Hormone" nicht z. B. zum Kelch gelangen oder ob dieser von vornherein zur Weiterentwicklung unfähig ist, bleibe dahingestellt. Auch mit der Bildung der Gallen ergeben sich manche Übereinstimmungen.

Sechstes Kapitel.

Die Fruchtbildung.

Von den postfloralen Veränderungen sind natürlich die wichtigsten die zur Fruchtbildung führenden — ist sie doch, teleologisch gesprochen, der Zweck der ganzen Blütengestaltung. Die „Einteilung" der Früchte wird in allen Lehrbüchern besprochen, und deren einzelne Ausbildungsformen werden durch Definitionen abgegrenzt. Das soll hier nicht geschehen, nur auf einige allgemeinere Fragen sei kurz hingewiesen.

§ 1. Definition.

In dem Abschnitte über das Abblühen wurde geschildert, wie mannigfaltig die Änderungen im Wachstum und anatomischen Aufbau sind, die sich nach der Befruchtung abspielen.

Da das auch Teile der Blüte betrifft, die dann mit dem heran-

[1]) Ob das für die Fruchtreife von Bedeutung ist (vorläufige Ablagerung von Reservestoffen), wäre wohl noch näher zu prüfen.

[2]) Fitting, Weitere entwicklungsphysiolog. Untersuchungen an Orchideenblüten. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, 1910.

gewachsenen Gynaeceum in unmittelbarer Verbindung bleiben, so ergeben sich daraus Schwierigkeiten für die Abgrenzung des Begriffes „Frucht". Man kann diesen Begriff in einem weiteren oder einem engeren Sinne fassen. Im engeren Sinne ist das nach der seinerzeit (meist infolge der Befruchtung) herangewachsene Gynaeceum eine Frucht. Indes erscheint es unnatürlich, die fleischige Hülle, die bei Dillenia, Morus usw. die Frucht umgibt und mit ihr doch funktionell ebenso zusammengehört, wie z. B. die äußere fleischige Schicht des Perikarps an einer Steinfrucht nicht als zur Frucht gehörig zu betrachten. Eine weitere Fassung des Begriffes ist deshalb vorzuziehen. Man kann den aus dem herangewachsenen Gynaeceum hervorgegangenen Teil der Frucht als den wesentlichen, die übrigen als die unwesentlichen bezeichnen, ebenso wie man in einer Blüte die Sporophylle als die wesentlichen Teile, die Blütenhüllen als die unwesentlichen betrachtet.

Übrigens wissen wir, daß die postflorale Weiterentwicklung keineswegs immer an die Befruchtung geknüpft ist, sie tritt bei einer Anzahl von Pflanzen auch ohne Befruchtung ein („Parthenokarpie), wobei samenlose Früchte entstehen. Das auffallendste Beispiel stellen die gewöhnlichen Kulturformen der Bananen (Musa paradisiaca und M. sapientum) und die Ananas dar, bei welchen die Samen regelmäßig fehlschlagen. Es ist das eine Erscheinung, die einigermaßen der entspricht, die wir früher für einige Ranken, die mit Haftscheiben ausgerüstet sind, kennen gelernt haben (p. 19). Bei den einen Pflanzen entstehen diese Haftscheiben nur infolge eines (hier von außen kommenden) Reizes. Bei anderen werden sie auch ohne diesen angelegt und erfahren infolge jenes Reizes nur eine Vergrößerung.

Eine weitere Schwierigkeit bieten die Sammelfrüchte, die wie z. B. die der Ananas äußerlich oft wie eine einzige Frucht aussehen.

Wir werden von einer Sammelfrucht dann sprechen, wenn es sich wie bei Ananas sativus, Morus u. a. um eine aus mehreren Blüten hervorgegangene Fruchtbildung handelt, von einer zusammengesetzten dann, wenn wie bei Magnolia, Ranunculus, Fragaria, Rubus eine Mehrzahl von aus einem apokarpen Gynaeceum hervorgegangener Früchtchen vorliegt, die bei Rubus einander so fest angepreßt sind, daß sich die aus fest zusammenschließenden Steinfrüchtchen zusammengesetzte Frucht als scheinbar einheitlicher Körper vom Blütenboden ablöst.

Indes handelt es sich im Folgenden nicht um Definitionen, die ja immer nur einzelne, besonders auffallende oder verbreitete Gestaltungsverhältnisse hervorheben können, die Zwischenformen aber nicht berücksichtigen, sondern nur um die Frage des Zustandekommens der Frucht.

§ 2. Die Veränderungen des Perikarps.

Die Veränderungen des Perikarps beim Reifen der Früchte können nur kurz besprochen werden.

Daß sie z. B. bei Cucurbita Pepo, welche aus einem walnußgroßen Fruchtknoten eine mächtige, zentnerschwere Frucht hervorgehen läßt, andere sein werden als bei Pflanzen, bei denen nur eine unbedeutende Gestaltveränderung stattfindet, ist von vornherein anzunehmen.

Zunächst wird sich fragen, ob bei der Perikarpentwicklung nur Wachstum und anatomische Veränderungen oder auch Neubildung von Zellen eintreten.

Beide Fälle kommen vor, selbst bei einer und derselben Frucht-

form [1]). In dem Fruchtknoten von Berberis, Ribes, Lonicera, manchen Solaneen sind die Zellen, welche später zum Fruchtfleisch der „Beere" werden, alle schon angelegt. Bei anderen findet noch eine Zellvermehrung statt. Bei Solanum citrullifolium [2]) z. B. besteht die Karpellwand des Pistills aus 8—9 Zellschichten, das Perikarp aus etwa 30. Dabei wachsen aus der Innenwand des Perikarps einerseits, aus der Plazenta andererseits (wie das auch Sol. Hendersoni Fig. 1532 zeigt) Auswüchse hervor, die in die Zwischenräume zwischen den heranwachsenden Samen eindringen, zum Teil miteinander verwachsen und die Samen in das Fruchtfleisch sozusagen einbetten. Es entstehen dadurch zum Teil sogar „falsche Scheidewände". Jedenfalls sehen wir, daß das Auftreten der letzteren eben nur einen Einzelfall der im Innern von Fruchtknoten auftretenden Gewebewucherungen darstellt.

Das sei auch deshalb hervorgehoben, weil das eigentümliche Verhalten der Citrusfrüchte dadurch weniger vereinzelt erscheint, als man sonst denken könnte. Bei ihnen wird nämlich das Fruchtfleisch nur aus solchen Wucherungen der Innenseite der Fruchtknotenfächer gebildet. Das Perikarp selbst nimmt daran keinen Anteil, sondern liefert nur die mit zahlreichen Sekretbehältern versehene „Schale" der Frucht. Die Auswüchse sind, wie Fig. 1533, *I* zeigt (wenigstens zum Teil) als Höcker embryonalen Gewebes schon zur Blütezeit angelegt, postfloral wachsen sie noch bedeutend heran. Die bekannte Tatsache, daß das Fruchtfleisch der Citrus-Arten aus einzelnen Stücken zusammengefügt erscheint, findet darin ihre einfache Erklärung.

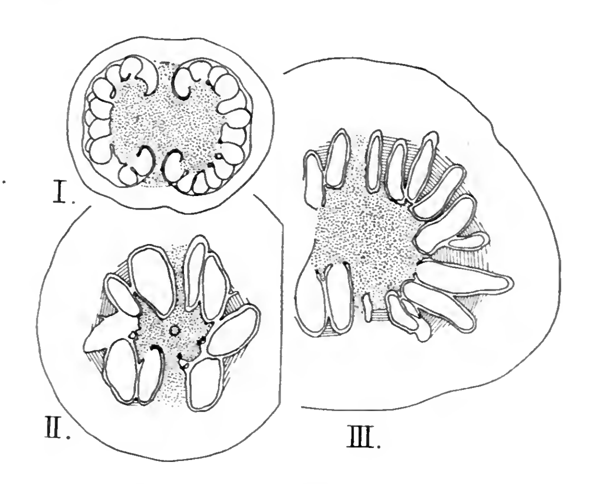


Fig. 1532. Solanum Hendersoni; Fruchtentwicklung im Querschnitt. *I* Fruchtknoten, Placenta und Scheidewand punktiert. *II* u. *III* ältere Stadien. Man sieht, daß zwischen die (nur im Umriß angedeuteten) Samen sowohl Wucherungen des Fruchtfleisches von außen her (schraffiert), als von der Placenta her (punktiert) eindringen, welche einander treffen und verschmelzen können.

Bei den Steinfrüchten gilt für das Fruchtfleisch dasselbe, wie für die Beeren. Die Innenschicht, aus welcher der harte Teil des Perikarps hervorgeht, ist schon im Fruchtknoten durch den Mangel an Chlorophyll von der äußeren unterschieden. Es treten in ihr noch Zellteilungen ein, die aber nur kurze Zeit andauern. Die weiteren Veränderungen bestehen dann im Wachstum der Zellen und der starken Verdickung der Zellmembranen.

Bei den Trockenfrüchten (deren Perikarp bei der Fruchtreife abgestorben ist) sind — wenigstens bei Labiaten, Umbelliferen, Boragineen, Junca-

[1]) Vgl. Lampe, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung saftiger Früchte. Dissert. Halle 1884.

[2]) Gaurin, Sur le fruit des Solanées. Journal de botanique II, 1888, p. 108.

ceen, Sileneen, Cruciferen im allgemeinen zur Blütezeit sämtliche Gewebe der Frucht schon angelegt [1]) — die weitere Entwicklung zum Perikarp besteht also nur in der Ausbildung der Gewebe. Indes dürfte das nicht für alle Trockenfrüchte zutreffen, namentlich nicht solche, bei denen wie bei den Nüssen von Corylus avellana nur ein Teil der Fruchtknotenwand (der äußere) bleibend an der Perikarpbildung sich beteiligt, auch nicht bei solchen, bei denen das Perikarp später eine bedeutende Mächtigkeit erreicht.

Dasselbe kann man auch von manchen Papilionaceenfrüchten sagen. Fig. 1534 zeigt von Coronilla Emerus, daß im Fruchtknoten Teilungen in der inneren Epidermis und der darunter liegenden Zellschicht auftreten. Die aus der Epidermis hervorgehenden Zellen liefern das sog. Samenpolster vertrocknen aber später, die Hartschicht geht aus den tiefer gelegenen Zellen hervor.

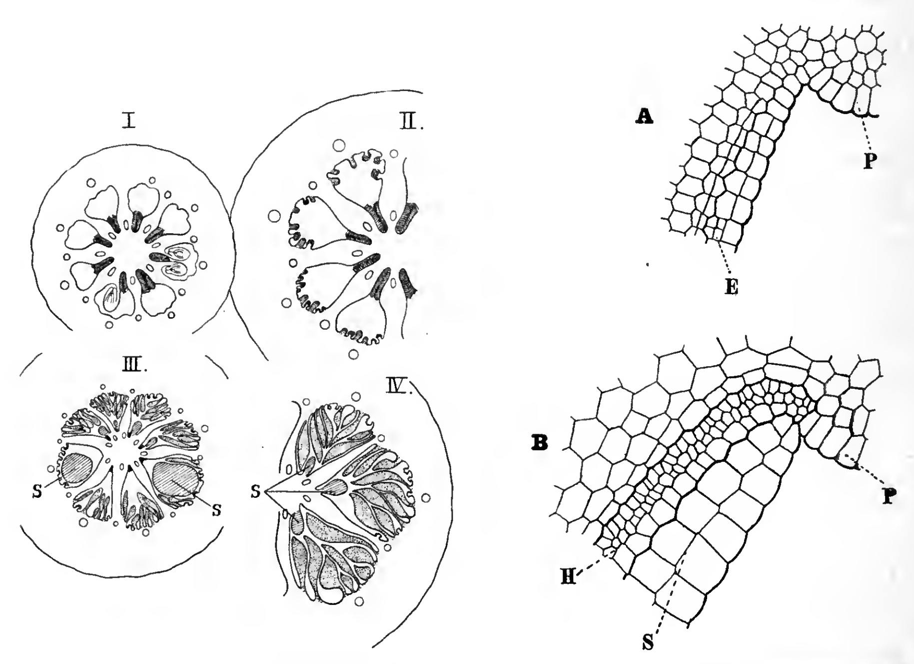


Fig. 1533. Citrus Aurantium. Fruchtentwicklung im Querschnitt. *I* Fruchtknoten zur Blütezeit, die Außenwände der Fruchtknotenfächer zeigen kleine Erhebungen, die in *II* weiter gewachsen und punktiert sind, *III*, *IV* weitere Stadien, *S* angeschnittene junge Samen.

Fig. 1534. Coronilla Emerus (nach Fucskó). Querschnitte durch den inneren Teil der Fruchtknotenwand (*A*) und das junge Perikarp. *E* in Teilung begriffene innere Epidermis. *H* spätere Hartschicht. *S* „Samenpolster". *P* Placenta.

§ 3. Funktion und Ausbildung des Perikarps.

Die erstere beschränkt sich nicht auf das Reifestadium, in welchem das Perikarp als Hülle der Samen und vielfach auch für deren Verbreitung von Bedeutung ist. Vielmehr ist das Perikarp auch wichtig für die Entwicklung der Samen — natürlich bei den verschiedenen Pflanzen in verschiedenem Maße. Die Samen z. B., die in einer Hülse reifen, erhalten die Baumaterialien, welche sie dazu brauchen und später zum Teil als Reservestoffe auf-

[1]) G. Kraus, Über den Bau trockener Perikarpien. Pringsh. Jahrb. V, p. 57.

speichern, durch das Perikarp zugeführt [1]), das sie zum kleineren Teil selbst durch Assimilation erwerben kann, zum größeren aus der Pflanze bezieht. Es werden im Perikarp oft größere Mengen von solchen Baustoffen vorübergehend aufgespeichert. Anderenteils findet auch die Abwanderung namentlich von Wasser aus den wasserärmer werdenden Samen durch das Perikarp statt.

Nach der Beschaffenheit des Perikarps in der reifen Frucht unterscheidet man meist Trockenfrüchte und saftige. Indes läßt sich, wie namentlich GUPPY [2]) hervorgehoben hat, diese Unterscheidung nicht so einfach durchführen. Er trennt Hülsen- und Kapselfrucht danach, daß „the capsule dehisces and dries, the legume dries and dehisces". Es wird auf die Art und Weise des Öffnens, soweit sie derzeit bekannt ist, später zurückzukommen sein. Hier sei nur folgendes bemerkt. Ursprünglich sind alle Perikarpien saftig, verschieden ist nur der Zeitpunkt, in welchem ihr Gewebe abstirbt. Daß Hülsen- und Balgfrüchte sich durch Verschiedenheiten in dem Schwinden der toten Perikarpteile öffnen, ist sicher, während Beeren- und Steinfrüchte noch lange lebende Perikarpgewebe besitzen — die schließlich aber auch absterben.

Wie schon p. 1210, 1213 hervorgehoben wurde, findet beim Reifen der meisten Samen ein erheblicher Wasserverlust statt, oft über 50 % des ursprünglichen Frischgewichtes der Samen. Dieser Wasserverlust geht aber, soweit sich derzeit beurteilen läßt, nicht überall in derselben Weise vor sich. Es findet meiner Ansicht nach teils eine Rückwanderung von Wasser aus den Samen in das Perikarp, teils eine unmittelbare Verdunstung statt, z. B. verlieren die Samen von Iris Pseudacorus nach Öffnung der Kapseln noch 40 % ihres ursprünglichen Frischgewichtes (vorher 20 %).

Nach dem Zeitpunkt, in welchem der Wasserverlust stattfindet, unterscheidet GUPPY vier Entwicklungsstadien, welche den bei der Reife sehr verschieden ausgebildeten Früchten gemeinsam sind.

1. Die grüne Beere (z. B. von Berberis, Arum, Passiflora), die grüne Kapsel (z. B. Iris), die grüne Hülse mit ihren großen, weichen, weißen oder grünen (noch wasserreichen) Samen.

2. Die reife saftige Beere, die mürbe werdende noch geschlossene Kapsel und die Hülse, welche eben beginnt sich zu verfärben. In diesem Stadium findet ein schwaches Schrumpfen der Samen und oft eine Änderung in der Färbung der Samenschale statt. Bei aufspringenden Früchten schrumpft auch der Funiculus der Samen ein.

3. Die schrumpfende Beere, die sich öffnende Kapsel, die eintrocknende, aber noch geschlossene Hülse. Letztere verliert vor dem Öffnen fast alles Wasser, das sie abgeben kann, während die Kapsel, ehe sie sich öffnet, nur einen kleinen Teil ihres Wassergehaltes verliert. Die größte Volumverminderung und das Hartwerden der Samen finden in diesem Stadium statt.

4. Dieses Stadium findet sich nur bei der Beere und der Hülse, die Kapsel hat sich schon geöffnet, die geschrumpfte Beere und die trockene Hülse entlassen ihre Samen: die eine durch Zerfall, die andere durch Aufspringen des Perikarps.

---

[1]) Es wäre zu untersuchen, wie weit die Oberflächenvergrößerung des Perikarps, welche durch innere Auswüchse, falsche Scheidewände u. dgl. entsteht, die Ablagerung solcher transitorischer Stoffe fördert. Bezüglich des abweichenden Verhaltens der Arachisfrüchte vgl. p. 1562.

[2]) H. B. GUPPY, Studies in seeds and fruits, London 1912.

[3]) a. a. O. p. 254.

Wie sich die Schicksale der Samen in der Natur gestalten, in der die Beeren gewöhnlich nicht einschrumpfen, sondern durch Tiere gefressen werden, und wie in den Steinfrüchten, bedarf weiterer Untersuchung.

Ebenso die Rolle, welche das Perikarp bei Trockenfrüchten für den Wasserverlust der Samen spielt. Wie in der 1. Aufl. d. B. hervorgehoben wurde, ist es sehr wahrscheinlich, daß die flügelartigen Auswüchse, welche das Perikarp während des Heranreifens der Früchte z. B. von Fraxinus, Ptelea, Acer, Sophora tetraptera u. a. erhält, bei der Wasserdampfabgabe erheblich mitwirken[1]) — auch die dunkle Färbung, die manche Trockenfrüchte bei der Reife annehmen (z. B. Robinia), kann dafür von Bedeutung sein. Ebenso kann man die sonderbaren Blasenfrüchte („Physokarpien“) hier heranziehen. Es sind dies Früchte mit dünnem, aber blasenförmig aufgetriebenem Perikarp, wie sie bei Colutea, Staphylea, Cardiospermum Halicababa u. a. sich vorfinden: es findet hier beim Heranreifen eine mächtige Oberflächenvergrößerung statt, welche auch die Transpiration steigern wird. Auch kommt natürlich die Transpiration, die innerhalb der heranreifenden Frucht herrscht, dafür in Betracht. Untersuchungen darüber scheinen aber nicht ausgeführt worden zu sein.

Auf Grund der oben angeführten Tatsachen ist es leicht verständlich, daß innerhalb ein und derselben Familie teils fleischige, teils Trockenfrüchte vorkommen können (so hat z. B. innerhalb der Ranunculaceen Actaea, innerhalb der Caryophyllaceen Cucubalus baccifer Beerenfrüchte). Die ersteren sind auf einem Stadium der Perikarpbeschaffenheit stehen geblieben, über welches die letzteren in ihrer Entwicklung hinausgehen.

Das Auftreten von Steinfrüchten aber ist vielleicht so zu verstehen, daß die Entwicklung von Zellen mit stark verdickten Wänden, welche ursprünglich in der Samenschale stattfand, auf eine Perikarpschicht übertragen wurde — was zugleich die Korrelation zwischen dem Auftreten von harten Perikarpschichten und geringer Entwicklung der Samenschalen erläutern würde. Daß solche Verschiebungen[2]) stattgefunden haben, zeigen ja auch andere Tatsachen. Es sei erinnert an die „Fruchtkelche“ von Hyoscyamus die „Induvien“ von Mirabilis, das Zurückbleiben der Perikarpentwicklung in den von einer verhärteten Blütenachse umschlossenen Früchtchen von Sanguisorba[3]) gegenüber den frei reifenden u. a. Freilich bedürfen alle diese Fragen noch vergleichender und experimenteller Bearbeitung, für welche kaum die ersten Anfänge vorliegen. Aber es ist eine mit den bisher bekannten Tatsachen in Übereinstimmung stehende Vorstellung, wenn wir uns denken, daß u. a. jeder heranreifenden Frucht eine bestimmte Menge von Zellhautsubstanz zugeführt wird, die nun entweder in den Samenschalen, im Perikarp oder in den unwesentlichen Teilen der Frucht zur Ablagerung gelangt und so die Verhärtung bald da bald dort bedingt.

§ 4. Perikarp und Samenausstreuung.

Die übliche Einteilung der Früchte in den Lehrbüchern gibt keine Vorstellung von der Mannigfaltigkeit der Vorgänge, welche zur Befreiung des Samens aus dem Perikarp führen. Auch sind selbst diese keineswegs

---

[1]) Ebenso z. B. die Grannen der Spelzen, welche die Früchte mancher Gräser z. B. Hordeum umschließen.

[2]) Sie bestehen darin, daß die Empfänglichkeit für den durch die Befruchtung bedingten Entwicklungsreiz auf einen Blütenteil übertragen wird, der sie ursprünglich nicht besaß.

[3]) So scheint es wenigstens bei flüchtiger Untersuchung.

vollständig untersucht. Ferner geht schon aus dem bisher bekannten hervor, daß die einzelnen Typen miteinander durch Übergänge verbunden sind.

Wenn man zunächst Schließfrüchte — bei denen das Perikarp erst bei der Keimung gesprengt oder durchbohrt wird — und sich öffnende als besondere Kategorien betrachtet, so sei nochmals hervorgehoben, daß die Schließfrüchte (und Teilfrüchte, die in einzelne Schließfrüchte zerfallen) zweifelsohne eine abgeleitete Fruchtform darstellen. Genau so, wie wir die kleistokarpen Moossporogonien von den sich öffnenden abzuleiten versuchten, können wir dies auch für die sich nicht öffnenden von den sich öffnenden Früchte tun. Das geht schon hervor aus der Verringerung der Samen und Samenanlagen, die wir bei Schließfrüchten antreffen (vgl. p. 1651) und zwar in einer ganzen Reihe von Familien: Balgfrüchte (Ranunculaceen), Hülsenfrüchte (Papilionaceen), Kapselfrüchte (Rosifloren, Fumariaceen, Malvaceen) können zu Schließfrüchten bzw. was auf dasselbe hinauskommt, Teilfrüchten werden. Besonders anschaulich tritt das bei den Hülsenfrüchten hervor, die durch Quergliederung in Teilfrüchte zerfallen. Bei anderen Papilionaceen (z. B. Melilotus) entstehen Schließfrüchte durch Reduktion der Samen auf einen oder wenige. Physiologich verhalten sich die Schließfrüchte (auch die Steinfrüchte nach dem Verschwinden des fleischigen Teiles des Perikarps) ganz wie Samen — mit denen sie im gewöhnlichen Leben ja auch ständig verwechselt werden. Die Samenschale ist so dünn, oder (wie bei den Karyopsen) zusammengedrückt, daß sie der Hauptsache nach durch das Perikarp — wenigstens was die Umhüllung während der Ruheperiode betrifft — ersetzt wird.

Fig. 1535. *1*, *2* Jeffersonia diphylla, Kapselfrüchte sich einseitig öffnend. *3* Leontice altaica, Frucht durch die Samen gesprengt. *4* einzelner Same. Nach G. Beck v. Managetta.

Die Bildung von Schließfrüchten und Teilfrüchten ist also eine, meiner Meinung nach, erst später eingeschlagene, häufig mit einer Verkleinerung der Frucht verbundene Lösung des Problems: wie kann die Pflanze ihre Samen loswerden, und zwar die Lösung, welche biologisch gesprochen die Früchte zu Samen macht.

Bei den Früchten, deren Samen schon vor der Keimung aus dem Perikarp heraus gelangen, können wir zwei — sehr ungleich große — Gruppen unterscheiden.

Bei der einen ist das Perikarp aktiv bei der Öffnung beteiligt, und zwar entweder im lebenden oder im toten Zustand (bei manchen erfolgt auch beides). In der anderen ist das Perikarp passiv, d. h. es wird von den oder dem Samen gesprengt.

Die letztere, viel kleinere Gruppe mag zunächst vorweg genommen werden.

R. Brown [1]) hatte schon vor langer Zeit auf das merkwürdige Ver-

[1]) R. Brown, On some remarkable deviations from the usual structure of seeds and fruits (Miscellaneous works, vol. I, p. 361). — So ist es offenbar auch bei Leontice

halten von Peliosanthes Teta hingewiesen. Bei ihr vergrößern sich bald nach der Befruchtung 1—3 Samenanlagen sehr rasch, verhindern die Entwicklung der anderen und sprengen das Perikarp, dessen unterer Teil dann an der Basis von 1—3 beerenartigen Samen sitzt. Ähnlich verhalten sich Leontice-Arten (vgl. Fig. 1535, *3*).

In den Früchten von Myristica (Fig. 1536), deren Perikarp fleischig ist, wird dies durch die Volumzunahme des Arillus in zwei Hälften gesprengt. Die Samen liegen dann frei und werden durch Tauben verbreitet. Daß auch sonst der Druck der Samen (der beim Keimen z. B. die harte Schale vieler Steinfrüchte sprengt) für die Öffnung der Früchte in Betracht kommt, ist wahrscheinlich [1]).



Fig. 1536. Myristica fragrans (Lehrb.), *2* sich öffnende Frucht, *3* Frucht, an der eine Hälfte des Perikarps entfernt ist, man sieht den in einzelne Lappen geteilten Arillus.

Bei den anderen sich öffnenden Früchten kommen teils Spannungsunterschiede zwischen den verschiedenen Teilen des Perikarps, teils Schwellkörper, teils vielleicht ein rascheres Schwinden seiner äußeren Gewebeschichten (durch Turgorverlust) in Betracht. Letzterer Fall soll uns zu den Öffnungserscheinungen bei Kapselfrüchten überleiten, da diese Früchte im zweiten Akt ihres Öffnungsvorganges sich wie Trockenfrüchte zu verhalten pflegen.

Es können nur einige wenige Beispiele angeführt werden, auch ist es nicht möglich, auf den Mechanismus im einzelnen einzugehen.

a) Da häufig angenommen wird, daß alle einsamige Früchte Schließfrüchte seien (was, wie wir sahen, schon für die von Myristica nicht gilt), so sei zunächst ein Beispiel für eine einsamige Schleuderfrucht angeführt.

Dorstenia [2]) besitzt Steinfrüchte mit E i n e m Steinkern. Dieser wird fortgeschleudert. Die Steinfrucht ist in ihren verschiedenen Teilen sehr ungleich ausgebildet. Im oberen flachen Teil ist die fleischige Schicht des Perikarps dünn (*K* Fig. 1537), im unteren und seitlich viel stärker entwickelt. Diese Teile bilden eine Art Zange, deren Arme *A* und *B* das Bestreben haben, sich nach innen zu krümmen. Daran werden sie durch den Zusammenhang mit

altaica (Fig. 1535, *3*) von der G. Beck v. Mannagetta Handwörterbuch der Naturw. IV, angibt, die Frucht zerreiße an der Spitze. Aber weshalb? doch wohl durch die Vergrößerung der Samen!

[1]) So z. B. ist der Arillus der Marantaceensamen nach den Beobachtungen von Fr. Müller als Schwellkörper für das Aufspringen der Perikarpien tätig.

[2]) Vgl. Goebel, Flora 106, p. 332 ff. Daselbst weitere Literatur.

dem flachen Teil der Frucht zunächst gehindert. Allein später reißt dieser ab, die Zangen quetschen dann den Steinkern heraus und schleudern ihn weit fort. Fig. 1537, *III* zeigt eine „entleerte“ Frucht, *II* den von ihr fortgeschleuderten Steinkern. Daß diese sonderbare Schleuderfrucht sich von einer gewöhnlichen Steinfrucht, wie sie z. B. bei Prunus sich findet, abzuleiten ist, darf wohl angenommen werden — wenn wir auch nicht ahnen können, wie die Umänderung zustande kam.

Verbreiteter als bei einsamigen Früchten ist die Ausschleuderung bei mehrsamigen. Es muß indes genügen, auf die bekannten Beispiele von Impatiens, Cardamine impatiens, Momordica Elaterium, Cyclanthera explodens hinzuweisen. Die Einzelheiten sind in der physiologischen Literatur nachzusehen. Daß die plötzlich sich öffnenden Früchte nur einen Einzelfall der Öffnung durch ungleiche Ausdehnung lebender Gewebe darstellen, zeigt z. B. die Tatsache, daß in der Gattung Momordica auch Arten (wie M. Charantium) sich finden, bei denen die Öffnung ganz allmählich vor sich geht. Das Perikarp öffnet sich indem es unregelmäßig zerreißt und durch stärkere Ausdehnung der inneren Schichten sich nach außen konkav umbiegt. Die Samen (umgeben von einem rotgelb gefärbten Teile des Fruchtfleisches) werden nicht abgeschleudert, sondern von Tieren (Vögeln) abgeholt.

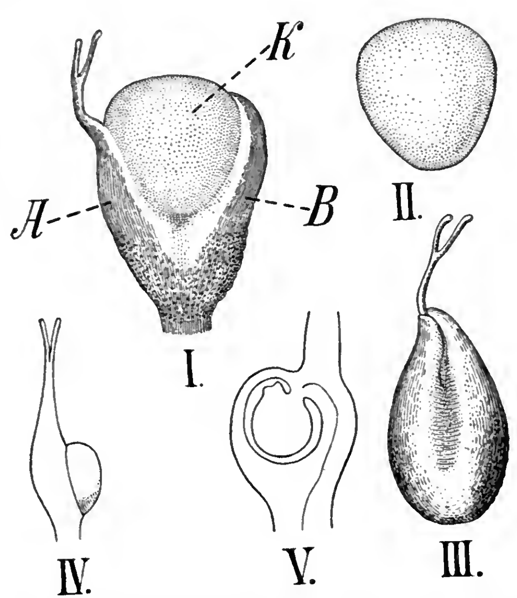


Fig. 1537. Dorstenia Contrayerva. *I* Fast reife Frucht in Außenansicht. *K* der später fortgeschleuderte Teil der Frucht, *A* und *B*, der als Schleuderapparat wirkende Teil, die „Zange“. *II* abgeschleuderte Steinkern. *III* eine entleerte Frucht. *IV* jüngerer Fruchtknoten von hinten. *V* im Durchschnitt.

Viel weniger beachtet als die seither erwähnten Öffnungsarten des Perikarps sind die, welche durch Schwellkörper stattfinden. Man kann dazu schon die oben erwähnten Fälle rechnen, in denen der Arillus als Schwellkörper dient. Hier handelt es sich aber nur um solche, welche dem Perikarp angehören. Wir haben von diesen zweierlei — lebende und tote, letztere könnte man auch einfach als Quellkörper bezeichnen — zu unterscheiden.

Die lebenden Schwellkörper unterscheiden sich von den gewöhnlichen sich durch Spannungsunterschiede öffnenden Perikarpien dadurch, daß die Zellen, welche durch ihre Ausdehnung das Öffnen der Frucht bedingen, nicht auf größere Strecken des Perikarps verteilt sind, sondern an einer örtlich begrenzten Stelle vorkommen.

Ein besonders lehrreicher Fall für eine radiäre Frucht, die von Biophytum, wurde in dem Ergänzungsband dargestellt. Es sei hier darauf verwiesen.

Das Verhalten von Cuphea, welches besonderes Aufsehen erregt hat, ist von dem von Biophytum wesentlich nur dadurch verschieden, daß es sich dabei nicht um ein radiäres, sondern ein dorsiventrales Gebilde handelt.

Der Fruchtknoten wächst nach dem Abblühen nicht oder nur unbedeutend. Das Perikarp liegt als eine ganz dünne, weißliche Haut in dem viel derberen Kelch.

Der Fruchtknoten ist zweifächerig mit einer dünnen Scheidewand. Die Placenta nimmt an der Dorsiventralität teil, sie ist nur einseitig, auf der Unterseite mit Samenanlagen besetzt. Die Placenta nimmt an Länge wie Dicke zu, krümmt sich nach oben und schlitzt das Perikarp und den Kelch einseitig auf (Fig. 1538, *II*). Sie ragt dann hornartig aus dem kahnförmig geschlitzten Kelche hervor. Die Samen gewinnen dadurch den Weg ins Freie. Sie fallen entweder auf den Boden oder bleiben in dem nach oben geöffneten Kahne liegen, aus welchem sie dann leicht herausgeschüttelt oder herausgeschwemmt werden können. — Als Beispiel für tote Quellkörper, die das Öffnen der Früchte bedingen, seien die Früchte einer Anzahl von Mesembryanthemum-Arten [1]) erwähnt. Sie öffnen sich bei Befeuchtung — ein Verhalten, das bei Pflanzen, die an wasserarmen Standorten leben, für die Sicherung der Samenkeimung von Bedeutung sein wird.

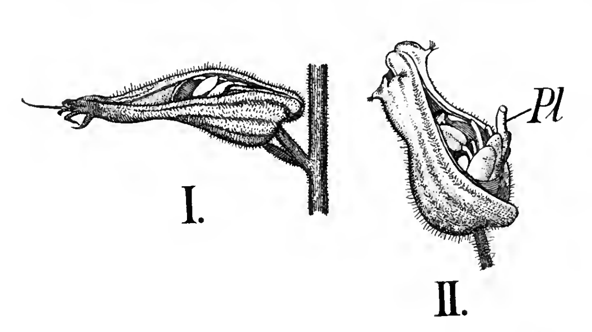


Fig. 1538. Cuphea viscosissima (2 ×). *I* Sprengung des Perikarps und des Kelches auf der Oberseite, Samen teilweise freigelegt. *II* Die Placenta (*Pl*) ist hervorgetreten. Samen teils abgefallen, teils noch am Funiculus befestigt.

Die Kapselfrüchte zeigen die ersten Öffnungsstadien meist schon so lange sie noch leben. Aber es ist nicht festgestellt, ob das Öffnen auf einer Zunahme der Zellspannung im Inneren oder deren Abnahme nach außen beruht. Letzteres könnte man deshalb vermuten, weil bald das Austrocknen derartiger Perikarpien einsetzt. Die verschiedene Art des Öffnens der Kapselfrüchte (Deckelkapseln, Porenkapseln u. a.) soll hier ebensowenig dargestellt werden wie die Einrichtungen zur Verbreitung der Früchte — sie sind in den letzten Jahrzehnten oft genug zusammenfassend besprochen worden, es liegt also zu einer neuen Darstellung kein Grund vor.

Siebentes Kapitel.

Nektarien und Nektarbehälter.

§ 1. Allgemeines.

Der anatomische Bau der Sekretionsorgane, welche süß schmeckende Sekrete („Nektar“) absondern, also der „Nektarien“ ist hier nicht zu erörtern.

[1]) Andere z. B. Mes. edule bilden Schließfrüchte.

Aber diese Nektarabsonderung ist vielfach mit so eigenartigen Gestaltungsverhältnissen in der Blüte verknüpft, und auch für die Bestäubung mancher Blüten so wichtig, daß wir sie nicht übergehen können.

Drüsen, welche süß schmeckende Substanzen absondern — also Nektarien — begegnen wir auch an Vegetationsorganen — schon an den Blättern einiger Farne (Pteridium aquilinum, Drynaria-Arten) treten sie auf.

In vielen Blüten aber sind Nektarien von besonderer Bedeutung.

Wir unterscheiden Nektarien und Nektarbehälter (bzw. Nektarienträger) im Gegensatz zu der nicht seltenen unbestimmten Verwendung des Wortes Nektarium, das auch auf die Nektarbehälter angewendet wird, obwohl schon Chr. K. Sprengel den Unterschied klar hervorhob.



Fig. 1539. Fumaria officinalis nach Baillon. *1* Habitusbild. *2* Blüte von außen, *S* Kelchblatt, *AP* äußeres, *JP* inneres Blumenkronenblatt. Das eine äußere Blumenblatt rechts ist an seiner Basis zu einem spornförmigen Nektarbehälter entwickelt. Das Nektarium entspringt, wie *4* zeigt, an der Basis der einen äußeren Staubblattgruppe.

Nektarien finden sich vielfach, ohne daß besondere Nektarbehälter vorhanden wären — andererseits gibt es Organe wie z. B. die Sporne mancher Orchideen (Orchis-Arten u. a.), welche man für Nektarbehälter halten müßte, wenn nicht die Nektarabsonderung fehlen würde. Es ist möglich, daß die Nektarien zwar ursprünglich in ihnen vorhanden waren, aber fehlgeschlagen sind. Dafür spricht wenigstens, daß bei anderen Orchideen z. B. bei Platanthera die Sporne noch mit Nektar gefüllt sind.

In manchen Fällen, z. B. bei den Honigblättern der Ranunculaceen finden sich die Nektarien in den Nektarbehältern selbst. In anderen z. B. bei Viola und Fumaria (Fig. 1539) sind beide getrennt: Die Nektarien entspringen an zwei Staubblättern, sind also räumlich von dem Nektarbehälter getrennt. Wir müssen uns aber derzeit auf die Feststellung der

Tatsache beschränken, daß die Nektarien genau über die Nektarbehälter fallen. Wie die Zusammenordnung beider zustande kommt ist unbekannt. Zweifellos gehören sie beide zusammen, es ist das Nektarium sozusagen für den Nektarbehälter bestimmt und umgekehrt. Aber ob das Auftreten des ersteren das des letzteren bedingt, wissen wir nicht. Man kann vielleicht annehmen, daß von dem sich entwickelnden Nektarium ein Reiz ausgeht, der entweder in seiner unmittelbaren Nähe oder an einer benachbarten Stelle der Blüte den Wachstumsvorgang veranlaßt, der zur Entwicklung des Nektarbehälters führt, ähnlich wie die Entwicklung einer Atemhöhle durch die Spaltöffnungsmutterzelle bedingt wird[1]).

§ 2. Ortliche Verteilung der Nektarien in den Blüten.

Wenn man das Vorkommen der Nektarien in den Blüten betrachtet, wird man geneigt sein zu sagen, daß sie sowohl an der Blütenhülle als an den Sporophyllen und an der Blütenachse auftreten können. Aber die Entscheidung darüber ist keineswegs immer eine so einfache, wie es zunächst aussieht.

Einige Beispiele werden das erläutern. Auf der Innenseite der Kelchblätter sitzen die Nektarien von Tilia, auf der Oberseite der Perigonblätter die von Fritillaria. Sie treten auf als Konnektiv-Auswüchse bei Viola, an der Filamentbasis bei Fumaria, als „Intraseptaldrüsen" in den Scheidewänden mancher Monokotylen (z. B. Allium) als kleine Drüsen zwischen den Staubblättern oder zwischen diesen und dem Fruchtknoten bei vielen Cruciferen und Polygonaceen, als ringförmige Anschwellung an der Fruchtknotenbasis vieler Sympetalen, auf der Innenfläche der becherförmigen Blütenachse bei Rosifloren, Rhamnaceen u. a.

Aber man hat dabei in Betracht zu ziehen, daß die Blüten viele Wandlungen durchgemacht haben und daß diese auch auf die Ausbildung der Nektarien sich erstreckt haben.

Wenn man z. B. das in Fig. 159, *I* abgebildete „Nektarium" einer männlichen Blüte von Manihot betrachtet, so erscheint es als eine gelappte Scheibe, die man als eine Wucherung der Blütenachse betrachten wird. Aber der Vergleich mit anderen Euphorbiaceen ergibt, daß die Nektarien ursprünglich in Verbindung mit den Staubblättern auftraten. Wenn die Nektarien tragenden Staubblätter ganz unterdrückt werden — wie in der weiblichen Blüte Fig. 159, *II* — so entsteht ein Drüsenring, der als Auswuchs der Blütenachse erscheint.

Ähnliche Vorgänge sind wahrscheinlich auch bei anderen Blüten eingetreten. Dafür seien folgende Beispiele angeführt.

Besonders lehrreich ist das Verhalten mancher Lauraceen.

Bei Lindera Benzoin finden sich in den männlichen Blüten an der Basis der Staubblätter je zwei dreilappige Nektardrüsen. In den weiblichen Blüten sind die Staubblätter auf (nicht mehr Sporen bildende) Rudimente verringert, die Nektardrüsen schwächer ausgebildet. Ähnlich ist es bei Cinnamomum und Laurus nobilis (Fig. 1540, *I—IV*). Wenn die Reduktion des Staminodiums noch weiter geht, und die beiden Nektardrüsen nur wenig von ihm sich seitlich abheben, so erhalten wir die „Nektarien" von Sassafras, Persea und Cinnamomum (Fig. 1540, *II*, *V*, *VI*). Bei diesen kann man zwar aus der Stellung in der Blüte schließen, daß sie nicht einfache Nektardrüsen darstellen, sondern aus einem zwei Nektarien tragenden Staubblatt hervorgegangen sind. Aber wie das er-

[1]) Vgl. Goebel, Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau, Jena 1922, p. 72.

erfolgte — also daß es sich nicht um einfache aus der Blütenachse entspringende Nektarien, sondern um Nektarien tragende Staminodien handelt — kann man nur deshalb nachweisen, weil uns, wie wir sahen, die Übergangsformen erhalten geblieben sind und auch die Stellungsverhältnisse darauf hinweisen. Auch werden wir erwarten können, daß innerhalb einer natürlichen Gruppe die Nektarienbildung im allgemeinen auf übereinstimmende Weise erfolgt.

Die Lauraceen gehören zu den „Polycarpicae", an deren Anfang die Ranunculaceen stehen. Wir sahen (p. 326, 1568), daß bei diesen die Honigblätter (welche aus Nektarbehältern und Nektarien bestehen) aus Mikrosporophyllen hervorgegangen sind. Das gilt auch für diejenigen Ranunculaceen, die keine Nektarbehälter ausbilden, z. B. für die Pulsatillen. Bei diesen sind klein bleibende Staminodien — von denen man alle Übergänge zu den vollständig ausgebildeten Staubblättern antrifft — als Nektarienträger ausgebildet. Die Mikrosporangien sind verschwunden, die Nektarausscheidung erfolgt am Konnektiv.

Fig. 1540. Nektarienbildung bei Lauraceen. *I* Cinnamomum Camphora, Staubblatt mit zwei basalen Nektarien *N*. *II* Staminodium, das fast ganz zur Bildung der Nektarien aufgebraucht ist. *III* Laurus nobilis, Staubblatt. *IV* Staminodium. *V* u. *VI* Staminodien aus den weiblichen Blüten von Persea und Sassafras. Man kann die beiden seitlichen Nektarien noch deutlich als solche erkennen, ebenso die Spitze der Staminodien *S*.

Dieses Prinzip werden wir auch anwenden dürfen in Gruppen, bei welchen die Übergänge nicht mehr vorliegen. Das gilt auch für Blüten, in denen statt einzelner Nektarien ein „Drüsenring" vorhanden ist.

Dieser ist — wenigstens in manchen Fällen — sicher nicht ein einfacher Auswuchs der Blütenachse, sondern eine abgeleitete Bildung, deren Zustandekommen wir (wenngleich nicht überall mit Sicherheit) noch verfolgen können, derart, daß der Nektarienträger so reduziert wird, daß er nicht mehr hervortritt und die einzelnen Nektarien dann zu einem Nektardrüsenring zusammentreten. Ein solcher wird z. B. als für die Rutaceen charakteristisch betrachtet. Meiner Meinung nach ist er aber eine abgeleitete Bildung. Untersucht man z. B. die Blüten von Boenninghausenia alba, so finden sich an der Basis des Fruchtknotens vier gesonderte Nektarienkörper [1]), die Staminodien ähnlich sehen. Bei anderen ist der Drüsenring noch „gekerbt" — ein weiteres Stadium der Verschmelzung. Schließlich ergibt sich ein fast gleichförmiger „Diskus", der unserer Auffassung nach entstanden ist dadurch, daß ursprünglich staminodiale Nektarienträger ganz reduziert wurden und die Nektarien miteinander verschmolzen.

[1]) Abweichend z. B. von Eichler's Angaben. Daß Staminodien vorliegen, ist natürlich derzeit nicht bewiesen. Es sollte nur hervorgehoben werden, daß der Drüsenring aus einzelnen Nektarien verschmolzen ist, diese können auch aus basalen Auswüchsen der Staubblätter hervorgegangen sein!

Wenn man ferner bei den Cruciferen (vgl. Fig. 1541, *g*) einen solchen Drüsenring für das Primäre, die bei anderen Cruciferen als Einzeldrüsen erscheinenden Nektarien als von ihm durch Spaltung abgeleitet, betrachtet hat[1]), so kann das keineswegs als eine auch nur einigermaßen gesicherte Vermutung betrachtet werden. Wenn wir bedenken, daß erstens die

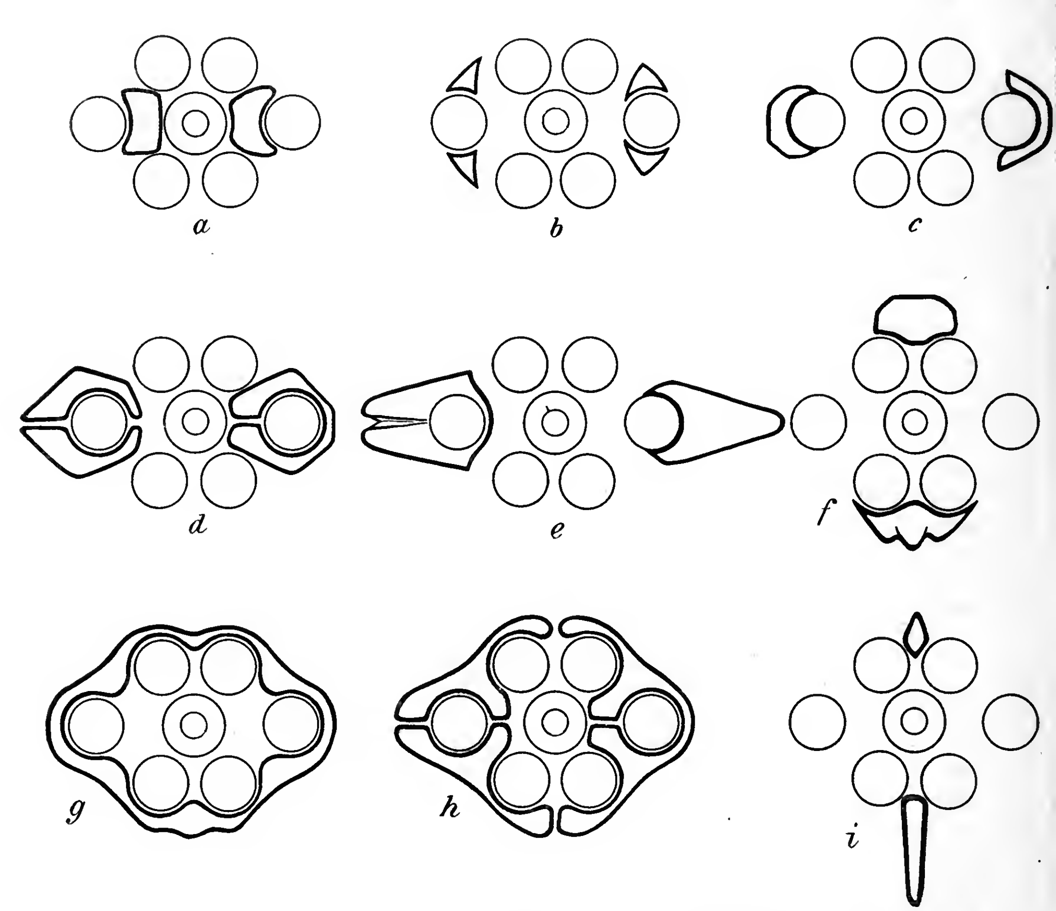


Fig. 1541. Schema für die Nektarienausbildung (im Querschnitt der Blüten) nach GÜNTHART). *a—e* die Staubblätter sind als Kreise angezeichnet, die Nektarien stärker ausgezogen, *a—f* Nektarien flankenständig (lateral), *f* und *i* median, bei *g* Nektarienring, *h* teilweise Verschmelzung der Nektarien, welche die Staubblattbasis umfassen.

Cruciferen einer Gruppe angehören, in welcher eine bedeutende Reduktion in der Zahl der Staubblätter stattgefunden hat, zweitens bei den verwandten Fumariaceen die Nektarien als Anhängsel der Staubblätter erscheinen, so ist die Auffassung berechtigt, daß auch bei den Cruciferen ursprünglich dasselbe der Fall war, aber entweder der Ursprung der Nektarien aus den Staubblättern verwischt oder die Nektarien besitzenden Staubblätter so reduziert wurden, daß nur die Nektarien übrig blieben, die dann einzeln auftreten oder sich vereinigen konnten. Auch das ist

[1]) GÜNTHART, Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie, Jena 1900.

natürlich nur eine Vermutung [1]), die nur dann gestützt werden könnte, wenn es gelänge, bei Cruciferen wirklich Nektarien bildende Staubblätter aufzufinden.

In Fig. 1541 sind die verschiedenen Typen der Nektarienbildung bei Cruciferen schematisch im Querschnitt dargestellt. Es sind dabei die 6 Staubblätter als Kreise, die Fruchtknoten als Doppelring angedeutet, die Nektarien sind stärker ausgezogen. Es gibt teils „laterale" (Fig. 1541, *a—e*), teils mediane Nektarien. Als Ausgangspunkt für die ersteren können wir Fig. 1541, *b* ansehen, wo je zwei laterale Nektarien neben jedem der zwei kurzen seitlichen Staubblätter vorhanden sind. Greifen erstere auf die Außenseite der kürzeren Staubblätter über, so erhalten wir die in Fig. 1541, *c*, *d*, *e* dargestellte Anordnung, auf die Innenseite die in *a* dargestellte. In *g* verschmelzen sie zu einem Ring, in *h* ist die Vereinigung nicht vollständig. Wie weit die hier vertretene Darstellung entwicklungsgeschichtlich sich begründen läßt, ist näher zu untersuchen. Eine ähnliche Verschmelzung basaler Staubblattauswüchse wurde übrigens für die „Nebenkrone" von Narcissus angeführt (p. 1594).

Ähnliche Vorgänge mögen auch sonst stattgefunden haben [2]).

Jedenfalls läßt sich in manchen Fällen verfolgen, wie ein Organ ganz vom Nektarium in Beschlag genommen wird, so daß schließlich der Ursprung des Nektariums kaum mehr erkennbar ist.

Es handelt sich dabei entweder um die Blütenhülle oder um Staubblätter. Denken wir uns ein Perigonblatt von Fritillaria imperialis, auf welchem das Nektarium nur einen kleinen Teil der Oberseite einnimmt, stark verkleinert, das Nektarium aber nicht, so wird als eigentlich funktionierendes Organ nur das letztere hervortreten, man könnte sagen, das Perigonblatt sei zu einem Nektarium „umgebildet".

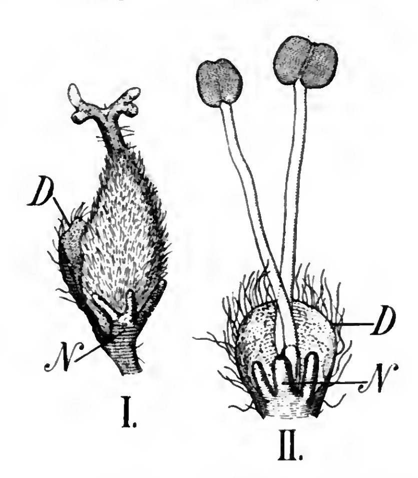


Fig. 1542. Salix reticulata. *I* weibliche Blüte (von der Seite), *D* Deckblatt, *N* Nektarien (das vor dem Deckblatt stehende nicht sichtbar). *II* männliche Blüte von innen. Das vor dem Deckblatt (*D*) stehende Nektarium punktiert. (Schwach vergr.)

Ein derartiger Vorgang hat vielleicht auch stattgefunden bei Salix. Die getrenntgeschlechtigen Blüten sind „nackt", besitzen aber eine oder mehrere Nektardrüsen (Fig. 1542). Daß diese Nektarien eigentlich einem Perigon entstammen, ist mehrfach angenommen worden [3]), namentlich auch deshalb, weil, wenn zwei Nektardrüsen vorhanden sind, diese oft an ihrer Basis zusammenhängen und bei manchen Arten gelegentlich auch eine größere Zahl an der Basis zusammenhängender Nektardrüsen auftritt. So z. B. bei Salix retusa und S. reticulata (Fig. 1542). S. Humboldtiana hat hinten eine breite, nach vorn 4—5 schmale, zum Teil getrennte, zum

---

[1]) Sie entspricht im wesentlichen einer schon von Robert Brown 1826 z. B. für Alyssum geäußerten (The miscell. botanical works of Robert Brown, Vol. 1, p. 267).

[2]) Vgl. H. Hallier, Zur morphologischen Deutung der Diskusgebilde in der Dikotylenblüte. Mededeelingen van 's Rijk Herbarium. Leiden, Vol. 41, 1921.

[3]) Vgl. z. B. Hartig, Naturgesch. der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands 1851 (p. 373 ff.), Döll, Flora von Baden II (1859), p. 485.

Teil am Grunde etwas zusammenhängende Nektardrüsen[1]. Daß die Drüsen vorn und hinten meist ungleich verteilt oder ungleich entwickelt sind, hängt zweifellos mit der Dorsiventralität der Blüten zusammen. Trotzdem die Nektarien später entstehen als die Staubblätter bzw. Fruchtblätter, würde das kein Grund gegen die Annahme sein, daß sie entweder aus einer Umbildung von Mikrosporophyllen[2] oder des Perigons entstanden sind.

Die verwandte Gattung Populus, welche im Unterschiede von Salix windblütig ist, besitzt keine Nektarien, wohl aber ein Perigon, das man ihr mit Unrecht teilweise abgesprochen hat. Man kann an ihm (Fig. 1543) deutlich die Perigonzipfel unterscheiden. Man kann annehmen, daß die Nektarien von Salix aus solchen Perigonzipfeln (unter bedeutender Reduktion) hervorgegangen seien. Damit würde auch die erhebliche Verringerung der Staubblattzahl gegenüber der von Populus in Beziehung stehen, ebenso wie das für die Fumariaceen und Cruciferen gegenüber der Papaveraceen hervorgehoben wurde.

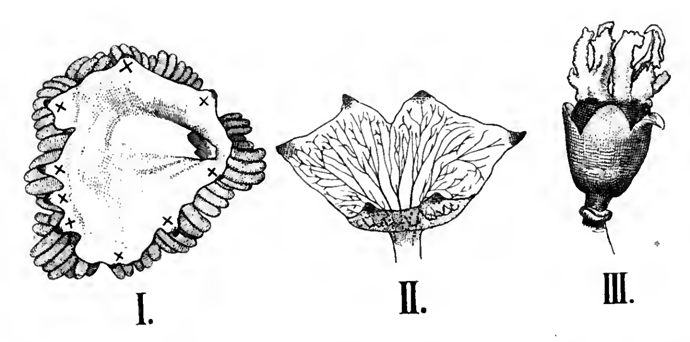


Fig. 1543. *I* Männliche Blüte von Populus lasiocarpa von unten. × die Perigonzipfel *II* Perigonbasis nach Entfernung der Staubblätter, Leitbündel eingezeichnet. *III* Weibliche Blüte von Populus candicans.

Aber ein ausschlaggebender Grund dafür liegt derzeit nicht vor. Man kann die Mehrzahl der zusammenhängenden Nektarien auf der Rückseite (in Fig. 1542, *II* nach oben gekehrt!) der Blüten von S. reticulata auch auf eine Vermehrung (Spaltung) der sonst hier in Einzahl befindlichen Nektardrüse zurückführen und annehmen, daß Salix ganz ohne Blütenhülle sei. Da aber die verwandte Gattung Populus eine solche besitzt, so ist die Hartig'sche Deutung der Nektarien derzeit die wahrscheinlichste.

§ 3. Nektarbehälter.

Als Nektarbehälter führten wir becher- oder spornförmig ausgebildete Teile der Blütenhülle an. Selbstverständlich kann auch die röhrenförmige Basis einer sympetalen Blütenhülle als Nektarbehälter dienen.

Aber sind alle Nektarbehälter Blattorgane? Das ist eine Frage, die auch für die oben berührte von Bedeutung ist.

---

[1]) Hegelmaier, Die Blütenentwicklung bei den Salicineen. Württemb. naturw. Jahreshefte 1880, p. 240.

[2]) In monströsen Blüten finden sich gelegentlich an Stelle der Nektarien Staubblätter oder Fruchtblätter.

Meist ist die Blattnatur der Nektarbehälter ganz klar, so z. B. besitzt Tropaeolum einen Kelchblattsporn, Viola einen Blütenblattsporn als Nektarbehälter. Gelegentlich nehmen aber auch die Nektarbehälter an den „Verwachsungen" teil, die bei der Blütengestaltung so oft auftreten. Heterotoma lobelioides z. B. besitzt einen unterständigen Fruchtknoten. Der Teil des Fruchtknotenbechers, welcher die in Fig. 1544, *IV* mit *cb* bezeichneten zwei Kelchblätter trägt, wächst in Verbindung mit einer Aussackung der Blumenkrone einseitig aus und die beiden Kelchblätter stehen nun einsam nahe der Spitze des spornförmigen Nektarbehälters.

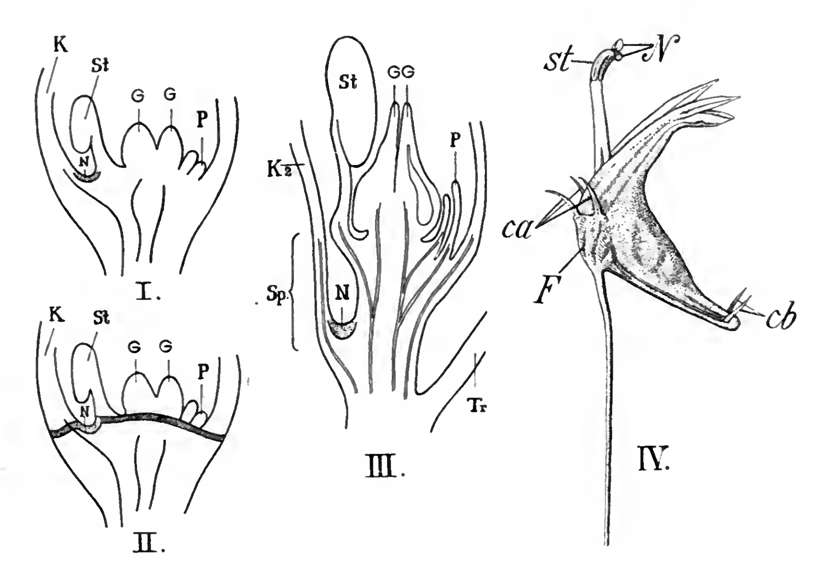


Fig. 1544. *I—III* Entwicklung des Nektarbehälters bei Pelargonium im Blütenlängsschnitt. Der Nektarbehälter ist in den Blütenstiel versenkt. *I* Junge Blüte, *K* Kelch, *st* Staubblatt, *P* Blumenblatt, Nektarium (*N*) punktiert. *II* Schema, die sich stark streckende Zone ist schraffiert. *III* ältere Blüte, *Tr* Tragblatt, *Sp* Nektarbehälter, *G* Gynaeceum. *N* Nektarium. *IV* Blüte von Heterotoma lobelioides.

Ein anderes, oft erörtertes und verschieden[1]) gedeutetes Verhalten zeigen die Blüten von Pelargonium. Scheinbar ist hier der Nektarbehälter eine Einsenkung der Blütenachse. In Wirklichkeit aber entsteht er dadurch, daß der Kelchblattsporn mit der Blütenachse „verwächst". Es geschieht das durch dasselbe Mittel, das so viele Verwachsungen zustande bringt: Das Auftreten einer Wachstumszone an einer dem Kelchblatt und der Blütenachse gemeinsamen Stelle. Der Nektarbehälter tritt auf als Vertiefung an der B a s i s des Kelchblattes, also an dem mit der Achse in Verbindung stehenden Teile (Fig. 1544, *I*). Wenn die in Fig. 1544, *II* schraffierte Zone in Wachstum kommt, muß sich daraus der scheinbare „Achsensporn" ergeben, er kommt also auf ähnliche Weise zustande wie die p. 1451 besprochenen rhizomorphen Ausläufer oder die mit ihrem Achselsproß verwachsenen Krugblätter von

[1]) Die im Texte gegebene ist eine sehr alte — eigentlich selbstverständliche (vgl. z. B. Payer, Éléments de botanique I, 1857, p. 159). Payer, der auf das Zustandekommen das „éperon caudé", auch in seiner „organogénie" nicht näher eingeht, gibt noch andere Beispiele. Daß nicht, wie andere meinten, der Sporn nur von der Blütenachse gebildet sein kann, ist ohne weiteres klar.

Marcgravia — es ist überall dieselbe Erscheinung, daß durch verhältnismäßig geringfügige Verschiebung von Wachstumszonen von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Gebilde zustande kommen.

Ein gewöhnlicher Kelchblattsporn (Nektarbehälter) würde dadurch zustande kommen, daß die Vertiefung etwas von der Basis entfernt auftreten und die ausgebuchtete Stelle stark wachsen würde.

Daß die eigenartige Ausbildung der Nektarbehälter von Heterotoma und Pelargonium eine „durch Anpassung“ entstandene sei, ist derzeit nicht nachweisbar. Man kann zwar z. B. die Vermutung aussprechen, daß in dem engen „Achsensporn“ von Pelargonium der Nektar gegen Austrocknung (auch Ausgewaschenwerden) besser geschützt sei als in einem weit hervorragenden Kelchsporn. Aber auch das ist nur eine Vermutung, die, selbst wenn sie zutreffen sollte, doch das Auftreten des eigenartigen Nektarbehälters nicht erklären kann.

§ 4. Funktion der Nektarien.

Als „Aufgabe“ der Nektarien hat man vielfach ausschließlich die Anlockung von Insekten zum Zwecke der Bestäubung angesehen.

Daß dabei die Nektarien eine Rolle spielen ist zweifellos. Aber ebenso, daß es sich nur um eine Ausnutzung von pflanzlichen Sekreten handelt, die beim Stoffwechsel entstanden sind, ganz ohne Rücksicht auf die Bestäubung. Solche süßschmeckenden Sekrete finden sich auch außerhalb der Blüten, z. B. in den „extrafloralen Nektarien“ und den Futterkörpern der Blätter mancher Acacia- und Cecropia-Arten (vgl. p. 1336).

Die Meinung, daß diese extrafloralen Nektarien den Pflanzen insofern dienlich seien, als sie eine „Schutzarmee“ von Ameisen anlocken, welche tierische Feinde fernhalten, beruht bei vielen dieser Pflanzen auf sehr unsicherem Grunde [1]) und trifft gewiß bei manchen gar nicht zu.

Ebenso ist die Ansicht, daß wertvolle Verbindungen wie Zuckerarten von den Pflanzen stets sparsam verwendet werden, keine allgemein bewiesene, ganz abgesehen davon, daß der Ausscheidung von Zucker (und anderen Substanzen) in diesen extrafloralen Nektarien ja tatsächlich eine bestimmte Bedeutung im Stoffwechsel zukommen kann, die dann eine Ausnutzung zu anderen Zwecken ermöglicht.

Für die floralen Nektarien glaubt Burck [2]), daß sie die Staubblätter befähigen, ihren Pollen zur rechten Zeit unabhängig von dem Wasserdampfgehalt der Luft zu entleeren. Er weist darauf hin, daß der Öffnung der Mikrosporangien in den Blüten ein beträchtlicher Wasserverlust (bei Fritillaria imperialis 90 % der Antheren, bei Aesculus Hippocastanum 88 %, verschiedenen Tulpen 59—60 %, Oenothera Lamarckiana 41 %, Lathyrus latifolius 24 %) vorangehe. Dieser erfolgt — wenigstens in zahlreichen Fällen nicht durch Transpiration — die Antheren öffnen sich auch im wasserdampfgesättigten Raum —, sondern durch Rückwanderung, wie wir sie auch bei der Frucht- und Samenreife anzuführen hatten. Diese Rückwanderung soll nun (wenigstens in manchen Fällen) durch die Nektarien und anderen zuckerhaltigen Gewebe der Blüten bedingt werden.

Daß eine solche Rückwanderung stattfindet, ist zweifellos und experi-

---

[1]) Nieuwenhus v. Üxküll-Gyllenbandt, Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. Ann. d. jard. bot. Buitenzorg. 21 (1909).

[2]) W. Burck. On the influeuce of the nectaries and other sugar-containing tissues in the flower on the opening of the anthers. Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Dec. 1906.

mentell leicht zu beweisen, nicht aber daß die Nektarien dabei beteiligt sind. Die Beobachtung, daß die Nektarausscheidung beginnt, sobald sich die Antheren öffnen, kann nicht die Vermutung stützen[1]. Es müßte gezeigt werden, daß die Öffnung der Antheren unterbleibt oder doch wesentlich verlangsamt wird, wenn die Nektarien entfernt werden.

Die Vermutung G. Bonnier's[2], daß der Nektar wesentlich als Reservenahrung anzusehen sei, mag hier nur erwähnt werden, sie bedarf keiner Widerlegung.

Die angeführten Hypothesen geben uns also keine Aufklärung über die primäre Funktion der Nektarien. Wenn wir eine solche annehmen und die Anlockung von Insekten nur als eine Ausnutzung betrachten, so ist auch das zunächst nur eine Vermutung, die als Arbeitshypothese vielleicht einmal von Nutzen sein wird.

Achtes Kapitel.

Heteranthie und umgebildete Blüten.

§ 1. Allgemeines.

Wo Blüten bei einer Pflanze in größerer Zahl auftreten, sehen wir vielfach die einzelnen Blüten einander an Gestaltung und Funktion ungleich werden. Es tritt die schon p. 430 kurz besprochene Erscheinung der „Heteranthie“ auf. Die Umbildung kann dabei so weit gehen, daß in manchen Blüten die Sporophyllbildung ganz unterdrückt wird. Wir können sie also nur noch deshalb Blüten nennen, weil wir deutlich verfolgen können, daß sie aus Blüten hervorgegangen sind. So sind z. B. den Randblüten der Centaurea-Arten die Sporophylle ganz verloren gegangen und dasselbe geschieht in manchen „gefüllten“ Blüten.

Es ist nicht möglich, auf die verschiedenen Fälle von Heteranthie hier im einzelnen einzugehen.

Es können nur einige Beispiele angeführt werden. Die früher schon behandelten (Geschlechtsdimorphismus, Heterostylie) bleiben dabei außer Betracht. Erörtert werden

1. durch die Lage bedingte Heteranthie;
2. die kleistogamen Blüten;
3. die gefüllten Blüten;
4. vollständig umgebildete Blüten.

§ 2. Durch die Lage bedingte Heteranthie.

Hier sollen nur Blüten erwähnt werden, die in der Peripherie mancher Blütenstände stehen und sich unter dem Einfluß der „Exotrophie“ ihren „Schauapparat“ stark vergrößert haben.

a) C o m p o s i t e n. Am bekanntesten sind die sterilen Randblüten vieler zu den Tubulifloren gehörender Compositen[3]. In diesen Blüten schwindet zunächst das Androeceum (bei manchen so sehr, daß es gar nicht mehr angelegt wird[4]), das Gynaeceum wird steril, die Blumenkrone

---

[1] Ebensowenig die Tatsache, daß einige Nektarien führende Blüten auch im nassen dampfgesättigten Raum ihre Antheren nicht öffnen, so z. B. Ranunculus-Arten, Aquilegia, Brassica oleracea.

[2] Ann. d. sc. nat. VI, 8, 1878, p. 199.

[3] Vgl. M. v. Üxküll-Gyllenbandt, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen. (Bibliotheca botanica, Heft 52, 1901.)

[4] Vgl. p. 178.

vergrößert. Eine direkte Korrelation zwischen der Verkümmerung der Sporophylle und der Vergrößerung der Blumenkrone (wie früher teilweise angenommen wurde) ist aber nicht nachweisbar. Bei Centaurea ist auch das Gynaeceum verschwunden, also, da auch der Kelch verkümmert ist, nur die Blumenkrone übrig geblieben [1]).

b) Ähnlich verhält sich die Caprifoliacee Viburnum Opulus: auch bei ihr sind an den sterilen Blüten die Korollen vergrößert, die Sporophylle meist fehlgeschlagen. Indes kann man auch solche finden, die fünf rudimentäre Staubblätter und drei Narben besitzen [2]), vielfach sind einzelne dieser Staubblätter petaloid ausgebildet, was deshalb von Interesse ist, weil dieselbe Erscheinung auch bei den weiblichen Blüten gynodiöcischer Pflanzen beobachtet wurde. Das läßt darauf schließen, daß eine Rückbildung der Mikrosporenproduktion ein für die petaloide Umbildung günstiger Umstand ist. Das kommt für die Frage nach der Ursache der petaloiden Umbildung in gefüllten Blüten in Betracht.

Bei den zu den Saxifragaceen gehörigen Hydrangea-Arten dagegen, welche sterile, als „Schauapparat" erscheinende Randblüten haben, ist es der Kelch, welcher „petaloid" ausgebildet ist, während die übrigen Teile der Blüte mehr oder weniger verkümmern. Dabei ist es merkwürdig, daß die inneren Blüten der Blütenstände fünf(bis sechs)zählig, die äußeren, sterilen meist vierzählig (zuweilen sogar nur dreizählig) sind. Wie diese Reduktion zustande kommt, ist nicht näher bekannt. —

Wenn wir die besprochenen Beispiele aus verschiedenen Familien überblicken, können wir wohl nur sagen, daß die „Exotrophie" bald den Kelch (nur Ein Kelchblatt bei Mussaenda, alle bei Hydrangea-Arten), bald die Blumenkrone betrifft, wobei die übrigen Blütenteile entweder noch normal oder bis zum Verschwinden gehemmt sein können. Daß diese sonst nur in der Peripherie des Blütenstandes auftretenden Blüten auch an anderen Stellen auftreten können, zeigen die (fälschlich als „gefüllt" bezeichneten) „Gartenformen" von Viburnum Opulus, Hydrangea-Arten und vielen Compositen.

In anderer Weise tritt die Stellungsheteranthie auf in den Blütenständen der Liliacee Muscari comosum. Hier sind es nicht die äußeren, sondern die oberen Blüten der Infloreszenz, welche steril geworden und als „Schauapparat" ausgebildet sind — die auffallende Farbe des terminalen Schopfes steriler Blüten wird hauptsächlich durch die Blaufärbung der stark verlängerten Blütenstiele bedingt.

Eine Einsicht in die Vorgänge, welche die Stellungsheteranthie bedingen, fehlt uns noch vollständig. Daß es sich bei diesen Beeinflussungen aber in der Tat um eine durch die Stellung bedingte Beeinflussung handelt, mag an dem Beispiel einer „Hetero-Merikarpie" noch erörtert werden.

An der Frucht der Umbellifere Trachymene pilosa (die später in zwei Teilfrüchte zerfällt) ist die nach außen gekehrte Hälfte mit Höckern besetzt, welche als Klettorgane zur Verbreitung durch Tiere dienen. Die nach innen gekehrte Seite ist glatt. Wir sehen also in dem Fruchtknoten eine ganz ähnliche „Exotrophie" eintreten, wie wir sie auch bei Blumenkronen antreffen. Die Hetero-Merikarpie wird man nicht wohl als eine durch „Anpassung" erlangte bezeichnen können. Sie zeigt uns, daß in den Blütenständen tatsächlich in der Peripherie andere Bedingungen herrschen, als weiter nach innen.

---

[1]) Andere Beispiele von Heteranthie bei Compositen müssen unerwähnt bleiben, vgl. p. 180.

[2]) Vgl. bezüglich des Grades der Verkümmerung: Goebel, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. w. Bot. XIV, p. 282.

§ 3. Kleistogame Blüten [1]).

Unter kleistogamen Blüten im weitesten Sinne versteht man solche, bei denen die Befruchtung innerhalb der geschlossen bleibenden Blütenknospe vor sich geht. Daß sie nicht scharf von „chasmogamen“ Blüten mit Selbstbestäubung abgegrenzt werden können, braucht kaum betont zu werden.

Die teleologisch gerichtete Blütenbiologie nahm an, daß solche kleistogamen Blüten auftreten als „Notbehelf“, dann, wenn die Fremdbestäubung, welche als Regel betrachtet wurde, ausbleibt. Darwin [2]) war der Anschauung, daß in den kleistogamen Blüten die „verschiedenen Teile speziell so modifiziert worden seien, daß sie zur Selbstbefruchtung der Blüten helfen“. Danach würden also die kleistogamen Blüten besondere Anpassungen zur Selbstbefruchtung aufweisen. Dem gegenüber hat Verf. nachzuweisen versucht, daß die kleistogamenBlüten (die allmählich bei einer großen Anzahl von Pflanzenformen aufgefunden worden sind) nicht zum Zweck des Ersatzes der Fremdbestäubung auftreten (sondern infolge von ungünstigen Ernährungsverhältnissen) und daß sie keine besonderen Anpassungserscheinungen für Selbstbefruchtung zeigen. Sie sind vielmehr Hemmungsbildungen gegenüber den chasmogamen Blüten. Die Hemmung bezieht sich, wie gezeigt werden soll, auf die Ausbildung verschiedener Teile der Blüten, aber nicht auf die Befruchtung und Samenbildung. Das schließt natürlich nicht aus, daß die kleistogamen Blüten von Nutzen

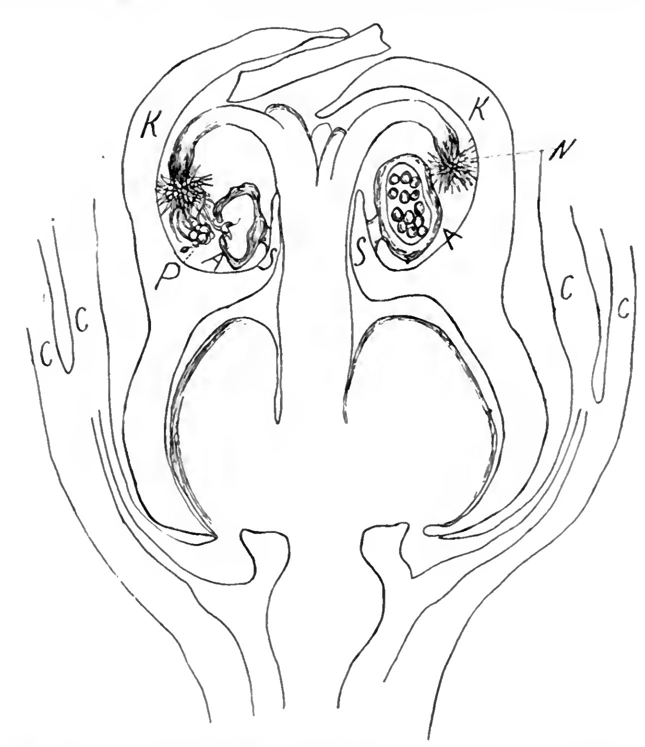


Fig. 1545. Pavonia hastata. Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte (vergr.) nach H. Ritzerow. *C* Kelchblätter (mit Außenkelch, *K* Kronenblatt, *S* Staubblattröhre, *N* Narben, *A* Antheren. Die Mikrosporen treiben (wie links sichtbar ist) aus den geöffneten Antheren Pollenschläuche in die benachbarten Narben.

[1]) Vgl. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralblatt XXIV, 1904 und Flora 95 (1905). p. 234. H. Ritzerow, Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten, Flora 98 (1907), p. 163 ff. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Ch. Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Deutsche Übersetzung p. 290.

sein können und daß es Pflanzenarten gibt, bei denen die chasmogamen Blüten selbst unter günstigen Ernährungsverhältnissen nicht mehr auftreten. Aber man wird in dieser Hinsicht sehr vorsichtig sein müssen.

Oryza clandestina z. B. ist in der Umgebung Münchens nicht selten. Ich traf sie aber im Freien nur einmal, in dem schönen warmen Sommer 1921 mit chasmogamen Blüten. Meist treten die Blütenstände über die Blattscheiden, in denen sie geborgen sind, gar nicht hervor. Bei Gewächshauskultur aber ist das auch sonst leicht zu erreichen, es entwickeln sich dann große Blütenrispen, die ihren Pollen wie andere Gräser austreuen. Es kann also die Fähigkeit, chasmogame Blüten zu bilden unter ungünstigen Umständen lange latent bleiben.

Hier handelt es sich vor allem darum, die Ausbildung der kleistogamen Blüten kennen zu lernen.

Daß sie Hemmungsbildungen sind, wurde schon angeführt.

Aber die Hemmung kann selbst bei ein und derselben Art, und dann auch bei verschiedenen Arten ein und derselben Familie auf verschiedener Entwicklungsstufe eintreten. Demzufolge gibt es auch verschiedene Übergangsstufen zu den chasmogamen Blüten.

Für die einzelnen Blütenteile sei folgendes angeführt.

Der Kelch ist gewöhnlich am wenigsten reduziert — seine Funktion bleibt ja auch dieselbe, wie an den chasmogamen Blüten. Bei einer Anzahl von bleistogamen Blüten (z. B. Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, Impatiens noli tangere, Amphicarpea monoica) öffnet er sich überhaupt nicht oder wird doch erst durch die heranwachsende Frucht auseinander gedrängt. Die Blumenkrone dagegen ist häufig z. B. bei Viola- und Polygala-Arten, Amphicarpea monoica u. a. nur noch in kümmerlichen Resten vorhanden. Es entspricht das dem Verhalten, daß auch bei den chasmogamen Blüten die Blumenkrone meist gegenüber den Sporophyllen zunächst im Wachstum zurückbleibt und erst später heranwächst. Auch eine verhältnismäßig spät einsetzende Hemmung wird also die Blumenkrone besonders treffen. Bei Cardamine chenopodifolia konnte ich sie an den unterirdischen kleistogamen Blüten überhaupt nicht mehr nachweisen. Bei anderen kleistogamen Blüten bleibt sie kleiner als in den chasmogamen und erreicht nicht deren Färbung. — Die Staubblätter können an Zahl und in ihrer Ausbildung reduziert werden. Ein Beispiel für eine Zahlenreduktion wurde für Cardamine chenopodifolia angeführt (Fig. 1471). Weitere bieten Viola-Arten, Halimium glomeratum, Pavonia hastata u. a.

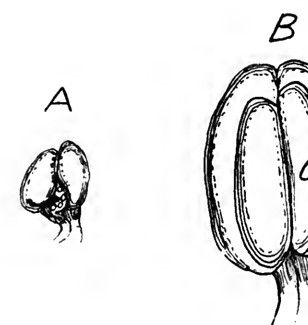


Fig. 1546. Ononis Columnae (nach H. Ritzerow). *A* Anthere einer kleistogamen Blüte mit 2 Pollensäcken *B* Anthere einer chasmogamen Blüte mit 4 Pollensäcken, von denen die zwei vorderen kleiner sind.

Die Verringerung der Mikrosporangienzahl in den Antheren kleistogamer Blüten wurde schon für Viola angeführt. Sie ist aber eine recht verbreitete (z. B. Halimium glomeratum, Ononis Columnae — Fig. 1546 — Specularia perfoliata).

Weniger ausgiebig ist die Veränderung der Struktur. Ein Endothecium ist außer bei Amphicarpaea monoica (wenngleich in geringerem Ausmaße) bei allen darauf untersuchten Formen vorhanden. Aber eine Pollenentleerung findet nicht mehr überall statt. Es keimen deshalb die Mikrosporen in manchen dieser kleistogamen Blüten innerhalb der

Antheren (z. B. bei Gramineen, Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten mit Ausnahme von Viola mirabilis, Specularia perfoliata u. a.). Wenn sich die Antheren noch öffnen, treten die Pollenschläuche aus der Öffnungsstelle hervor, bleiben sie geschlossen, so müssen sie durch die Sporangienwand hindurchwachsen — was an verschiedenen Stellen geschehen kann. Auch das Gynaeceum kann Reduktionen in der Griffellänge, der Ausbildung der Narben und der Zahl der Samenanlagen aufweisen. Aber die Befruchtung erfolgt in allen untersuchten Fällen normal.

Bezüglich des zeitlichen Auftretens und der Stellung der kleistogamen Blüten muß auf die angeführten Arbeiten verwiesen werden.

§ 4. Gefüllte Blüten [1]).

Unter „gefüllten" Blüten versteht man solche, in denen eine Vermehrung der Blumenblätter stattgefunden hat. Diese kann soweit gehen, daß überhaupt keine Sporophylle mehr auftreten. Solche Blüten wurden im Verlauf der Darstellung mehrfach erwähnt. Z. B. die, welche normal im unteren Teil der Infloreszenzen von Neptunia plena auftreten (p. 1596), die bei Cardamine pratensis in der freien Natur beobachteten (p. 1493), das Auftreten von Spaltungen in gefüllten Caryophyllaceenblüten (p. 1579). Daß die Blütenfüllung nicht etwa infolge von Ernährungsänderungen, wie sie infolge der Gartenkultur eintreten können, erfolgt — wie immer noch behauptet wird — braucht kaum hervorgehoben zu werden. Es handelt sich bei ihnen stets um tiefgreifende Änderungen in der Konstitution des „Keimplasmas", was nicht ausschließt, daß das Auftreten der Füllung von Ernährungsverhältnissen beeinflußt wird — es ist in manchen dieser Pflanzen z. B. Cardamine pratensis noch die Fähigkeit vorhanden, auch normale, einfache Blüten zu bilden. Aber eine durch Ernährungsverhältnisse einfach gewordene Pflanze von Cardamine pratensis unterscheidet sich von einer typisch nur einfach blühenden eben durch die Fähigkeit unter bestimmten Umständen gefüllte Blüten hervorzubringen [2]).

Hier handelt es sich indes nur um das Zustandekommen der Füllung, das auch organographisch von Interesse ist, da es uns zeigt, wie labil auch bei sonst anscheinend so festgefügten Organsystemen, wie die Blüten es sind, doch die Gestaltung ist.

Wenn wir die Füllungserscheinungen einteilen in solche, bei denen es sich um ein „Petaloid"werden von in der Blüte schon vorhandenen Organen und solche, bei denen es sich um neu hinzutretende handelt, so geschieht das nur, um die Übersicht zu erleichtern — trennen lassen sich beide Gruppen nicht scharf.

a) Petaloide Umbildung können nicht nur alle Blattorgane der Blüte, sondern auch der Blüte vorausgehende Blätter erfahren.

Der Kelch wird petaloid in einer Anzahl von Primula- und Mimulus-Arten (die sog. „calycanthemen" Formen), bei denen dann eine Blumenkrone in der anderen steckt.

Die Blumenkrone kann zur Füllung beitragen, indem an ihr — in verschiedener Weise — petaloide Auswüchse auftreten, sowohl bei chori- als bei sympetalen Dikotylen. Von ersterer seien genannt Fuchsia, Clarkia, Cheiranthus Cheiri, (einzelne Formen). Wenn das frühzeitig erfolgt, so tritt der Anschein einer „Spaltung" der Blumenblattanlagen ein.

[1]) Vgl. Goebel, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wissensch. Bot. XVI (1884).

[2]) Die Angaben in der Literatur, daß aus gefüllt blühenden Pflanzen „dauernd" einfach blühende geworden seien, bedarf durchaus kritischer Nachprüfung.

Von Sympetalen seien die merkwürdigen „Katakorollen“ (die eine neue Korolle außerhalb der alten darstellen oder nur als einzelne Anhängsel der letzteren auftreten können) von Glotinia angeführt — die ich in ähnlicher Ausbildung auf dem Schachen (1857 m) an einzelnen Exemplaren von Soldanella pusilla beobachtete.

Am häufigsten ist das Petaloidwerden der Staubblätter, bei manchen Pflanzen verbunden mit mehr oder weniger weitgehender Spaltung der Staubblattanlagen (vgl. Fig. 1474 links). Einzelne gefüllte Blüten, z. B. die von Ranunculus-Arten und Caltha palustris), sind „petaloman“ geworden, d. h. bilden immer neue Petalen aus, deren Zahl die der in den einfachen Blüten vorhandenen Staubblätter, auch wenn keine Vermehrung durch Spaltung stattfindet, weit übersteigt. Die mancherlei dabei auftretenden Schwankungen in der Organbildung müssen ebenso unerwähnt bleiben, als die beim Petaloidwerden von „Fruchtblättern“ beobachteten Erscheinungen.

b) Schon bei den „petalomanen“ gefüllten Blüten treten Blattorgane auf, welche in der normalen nicht vorhanden sind. Das tritt in besonders auffallender Weise bei manchen sympetalen Blüten auf, die zu der normalen Blumenkrone noch eine oder mehrere (vollständig oder unvollständig entwickelte) erhalten (Fig. 1474 rechts). Auch hier können die mannigfachen Einzelfälle nicht geschildert werden.

Leider sind die Ursachen, welche die Füllung der Blüten bedingen, uns nun noch unbekannt. Daß ein die Füllung begünstigendes Moment durch die Schwächung der Mikrosporenbildung dargestellt wird, läßt sich aus den p. 1684 angeführten Tatsachen vermuten. Damit mag auch das Auftreten von Füllung bei einigen Kreuzungen zusammenhängen. Aber eine wirkliche Einsicht wird nur durch eingehende experimentelle Untersuchungen zu erwarten sein. Sie ist natürlich auch durch die Untersuchungen über die Vererbung der Füllung noch nicht gewonnen worden.

§ 5. **Vollständig umgebildete Blüten.**

In den bisher besprochenen Fällen waren in den „umgebildeten“ Blüten, wenn sie auch sonst nicht mehr für die Samenbildung in Betracht kommen, doch wenigstens noch Teile der normalen Blüte erhalten, so daß sie ohne weiteres noch als Blüten erscheinen. Vielfach geht aber die Umbildung noch weiter. Auch das mag kurz erläutert werden — natürlich bilden auch die „vollständig“ umgebildeten Blüten keine scharf abgegrenzte Gruppe.

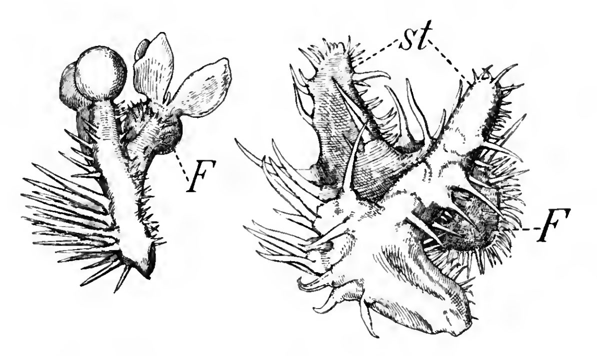


Fig. 1547. Vaillantia hispida. Links junger Blütenstand: zwei männliche (noch nicht geöffnete Blüten), zwischen ihnen eine fertile Blüte *F*. Rechts Frucht, die männlichen Blüten abgefallen, ihre Stiele *st* zu Haken entwickelt. *F* Frucht.

1. Blüten zu Drüsenorganen umgebildet.

Bei Sesamum indicum finden sich in der Blütenregion unterhalb der normalen Blüten solche, die zu Drüsenorganen umgebildet sind. Es lassen sich meist noch die Anlagen von

Kelch-, Blumenblättern und Staubblättern nachweisen. Erstere bleiben klein und unscheinbar, die Blumenblätter verdicken sich und werden zum Sekretionsorgane, das als dicker, gelbgefärbter, kreisförmiger Wulst sichtbar ist[1]). Auch die Staubblätter werden zu dicken, keulenförmigen Sekretionsorganen. Die Anlage des Gynaeceums unterbleibt meist ganz oder bleibt nach den ersten Entwicklungsstadien stehen.

Die Bedeutung der in den umgebildeten Blüten entstandenen Sekrete ist näher zu prüfen.

2. Blüten zu Haftorganen umgebildet.

Die Rubiacee Vaillantia hispida gehört insofern streng genommen nicht hierher, als die Blüten, die sich zu Haftorganen umbilden, noch Staubblätter besitzen. Da aber die Grenzen, wie schon das oben angeführte Beispiel von Viburnum Opulus zeigt, nicht scharf zu ziehen sind, mag der lehrreiche Fall kurz geschildert werden.

Die Blüten stehen in Dreizahl zusammen (Fig. 1547), Eine mittlere Blüte ist weiblich. Sie allein hat den unterständigen Fruchtknoten ausgebildet. Die beiden anderen Blüten sind männlich. Sie besitzen nicht wie die weibliche eine vierzählige, sondern eine dreizählige Blütenhülle und keinen Fruchtknoten. Ihre Stiele krümmen sich hakenförmig ein, während die Blüte selbst abfällt, und dienen jedenfalls zusammen mit den stacheligen Auswüchsen des ebenfalls gekrümmten Stieles der weiblichen Blüte als Klettapparate zur Fruchtverbreitung.

Das mag überleiten zur Erwähnung der Fälle, in denen umgebildete Blüten ebenfalls als Haftorgane dienen.

Das kommt vor bei der Amarantacee Pupalia und — nach der herrschenden Auffassung — bei Trifolium subterraneum. Die Früchte oder vielmehr die Fruchtknäuel von Pupalia atropurpurea sind mit rotgefärbten Stachelbüscheln besetzt, die sich zu mehreren in einer Blattachsel bilden, wo sonst eine Blüte bzw. ein Teilblütenstand stehen würde.

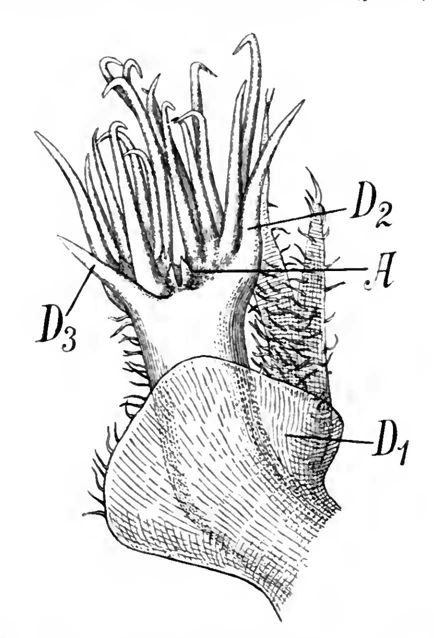


Fig. 1548. Pupalia atropurpurea. Eines der mit Haken besetzten Sproßsysteme auf der Außenseite der Fruchtknäuel. D_1 Deckblatt, A verkümmertes Sproßende D_2, D_3 verdornte Deckblätter der Seitensprosse.

Ob eine Umbildung einer Blütenanlage in diese Klettorgane erfolgt, kann ich nicht sagen, da ich die Entwicklungsgeschichte nicht verfolgen konnte. Man kann, da auch keine Mittelformen beobachtet wurden, also nicht mit Sicherheit von umgebildeten B l ü t e n anlagen sprechen. Das wird nur aus dem Ort des Vorkommens geschlossen — vegetative Sproßsysteme pflegen in Blütenknäueln ja sonst nicht aufzutreten. Jedenfalls handelt es sich um Sproßsysteme mit zu Haken umgebildeten B l ä t t e r n, welche die Fruchtknäuel an Tiere anhaften können. Ob die Sprosse, an

[1]) Familler, Biogenet. Untersuchungen, Flora 82 (1896), p. 133 ff.

dem diese Hakenblätter stehen, aber Neubildungen darstellen oder an Stelle von Blüten stehen, muß erst festgestellt werden.

Endlich finden sich auch Blüten, die zu Dornen umgebildet sind. So bei der Acanthacee Asteracantha. Die Blüten stehen in axillären Dichasien. Die Primanblüte des ersten und die des zweiten Dichasiums pflegt zu einem Dorn umgebildet zu sein. Wahrscheinlich liegt eine ähnliche Veranlassung vor wie bei der Umbildung vegetativer Sprosse zu Dornen.

Sehr merkwürdig sind die Blütenstände von Trifolium subterraneum [1]). Sie besitzen in ihrem unteren Teile einige normale Blüten, in denen offenbar durch Selbstbestäubung Befruchtung stattfindet. Nach der Befruchtung dringt der Blütenstand in den Boden ein. Er besitzt außer den normalen Blüten bzw. jungen Früchten in seinem oberen Teil eine größere Anzahl steriler Blüten (Fig. 1549) von denen VAUCHER u. a. angenommen haben, daß sie sich zu Organen umbilden, welche den Blütenstand im Boden verankern und die heranreifenden Früchte schützen, da sie sich über diese herlegen. An den untersten der umgebildeten Blüten sind noch alle Kelchzipfel vorhanden, während die übrigen Blütenteile verkümmert sind. Je weiter nach oben die Blüten stehen, desto weniger werden auch die Kelchzipfel ausgebildet, die obersten Blüten stellen nur kurze, dicke, kegelförmige, etwas gekrümmte Körper, ohne Spur von Blättern dar. Während aber die normalen Blüten fast keinen Stiel besitzen, erreicht dieser bei den umgebildeten eine Länge von 2—4 mm. Es geht aus dem Gesagten hervor, daß wir hier einen sehr lehrreichen Fall allmählicher Umbildung vor uns haben; es findet statt Hemmung der Blütenanlage (auf verschiedenen Entwicklungsstadien) und dann Umbildung nach einer anderen Richtung hin.

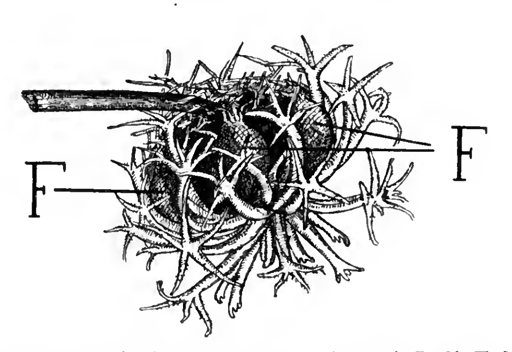


Fig. 1549. Trifolium subterraneum (vergr.). In die Erde eingedrungener Fruchtstand. *F*, *F* Früchte, darüber ein Schopf steriler Blüten, an denen nur die Blütenstiele und Kelchblätter entwickelt sind. In der Mitte die noch unfertigen.

Die Deutung der sterilen Blüten als Haftorgane scheint mir wenig überzeugend. Es ist nicht einzusehen, weshalb die Fruchtstände im Boden fest verankert sein sollten. Das wäre nur dann einleuchtend, wenn sie in Gefahr kämen, hieraus gezerrt zu werden.

VAUCHER [2]) hat die Kelchblätter der sterilen Blüten mit den Armen eines Ankers verglichen und betrachtete das als eine besonders merkwürdige Anpassung. Diese würde darin bestehen, daß:

1. die wenigen normalen Blüten der kleinen Infloreszenz sich nach der Befruchtung der Infloreszenzachse zu biegen, ebenso wie die entfalteten sterilen Blüten, während die unentfalteten umgebildeten Blüten einen Kegel bilden, der die Infloreszenzachse abschließt, was das Eindringen in den Boden erleichtert.

[1]) S. BELLI, Sui rapporti sistematico-biologici del Trifolium subterraneum L. Malpighia, Vol. VI (1893). Daselbst die ausgedehnte Literatur.

[2]) VAUCHER, Histoire physiol. des plantes d' Europe II, p. 106. DARWIN, The power of movement, p. 513ff.

2. Die Infloreszenzachse krümmt sich nach der Befruchtung positiv geotropisch nach unten.

3. Dadurch kommen die heranreifenden Früchte in die Erde.

4. Die sterilen Blüten wirken wie Anker, bedingen also die Befestigung der Infloreszenzen im Boden und „schützen“ die fertilen.

5. DARWIN[1]) meint (a. a. O. p. 517) bezüglich des Eingrabens der Früchte in den Boden: „It is probable that one chief good thus gained is the protection of the seeds from animals which prey on them.“ Das sei um so wahrscheinlicher, als bei einigen anderen Arten die Samen auf andere Weise geschützt seien. Freilich wird dies auch nur aus der Tatsache geschlossen, daß z. B. bei Trif. globosum (welches seine Früchte nicht in der Erde reifen läßt) sterile Blüten über die fertilen hergebogen sind. Ob diese das nötig haben, wird aber nicht geprüft — es wird angenommen, daß die mit Haaren besetzten sterilen Blüten die fertilen „schützen“. Es schien mir Trifolum subterraneum geeignet, um in das Zustandekommen der als auffallende Anpassungen gedeuteten Gestaltungsverhältnisse einen Einblick zu gewinnen.

Ehe darauf eingegangen wird, sind zwei Fragen zu erörtern: die nach der Funktion der sterilen Blüten und die nach den Bedingungen für deren Weiterentwicklung. Wenn VAUCHER die sterilen Blüten als Anker auffaßt, so ist zunächst zu bemerken, daß die durch die Kelchzipfel dargestellten „Arme“ der „Anker“ nicht wohl eine mechanische Funktion ausüben können — dazu sind sie viel zu schwach gebaut. Gewiß können die vom Scheitel abgekrümmten Stiele der Blüten das Herausziehen der Fruchtköpfe aus dem Boden etwas erschweren. Aber einerseits geht das, wenigstens in Gartenboden, ohne bedeutende Kraftanwendung, andererseits sind die wenigen Früchte, die sich an den Fruchtständen ausbilden, wohl kaum so verlockend, daß Vögel und andere Tiere ihnen im Boden nachstellen.

Dagegen lag die Frage nahe, ob sie nicht zur Aufnahme von Wasser und darin gelösten Salzen tauglich sind. Schon DARWIN (The power of movement in plants, p. 514) schreibt den Haaren des Kelches „the power of absorption“ zu, weil ihr Protoplasmainhalt in einer schwachen Lösung von Ammoniumkarbonat „Aggregation“ zeigt. Das dürfte aber eine pathologische Erscheinung sein, von der aus auf eine normale Stoffaufnahme nicht wohl geschlossen werden kann.

Es wurden die Köpfe der Infloreszenzen, nachdem vorher festgestellt war, daß die sterilen Blüten keine Nitratreaktion erkennen ließen, mit den sterilen Blüten in eine 4 prozentige Kalisalpeterlösung getaucht. Am nächsten Tag war nach sorgfältiger Abspülung im Innern des Gewebes der sterilen Blüten, namentlich in den Haaren, mit Diphenylamin-Schwefelsäure die Nitratreaktion deutlich nachzuweisen[2]). Auch auf andere Weise wurde die Fähigkeit dieser Organe Lösungen aufzunehmen festgestellt. Wenn, wie BELLI bestätigt, diejenigen Köpfchen die von Erde umgeben sind, die größten Früchte entwickeln und die meisten und größten Samen, während solche, welche entweder auf Steine stoßen oder künstlich am Eindringen verhindert werden, in der Entwicklung hinter den ersteren zurückbleiben, so erklärt sich das daraus, daß die sterilen Blüten aus der Erde Nährsalze aufnehmen können, welche der Frucht- und Samenentwicklung zugute kommen.

Dagegen spricht auch nicht, daß zuweilen die am Eindringen verhinderten Blütenstände ebenso große und zahlreiche Samen hervorbringen, als die in Erde befindlichen. Eine gut ernährte und bewurzelte Pflanze wird imstande sein, ihre Samen selbst zur maximalen Größe herauswachsen zu lassen,

[1]) CH. DARWIN, The power of movement in plants.

[2]) Damit ist natürlich noch nicht bewiesen, daß Nitrate auch in die heranreifenden Früchte gelangen können. Aber ich sehe keinen Grund das zu bezweifeln.

„in modo generale però si dove dire che i semi epigei sono sempre piu piccoli di quelli maturati sotterra“ (BELLI, a. a. O. p. 413). Zu einer vollständigen Beurteilung des Falles müßte man natürlich nicht nur die Größe, sondern auch den Wassergehalt und die chemische Zusammensetzung der beiderlei Samen vergleichen. Jedenfalls ist von Interesse, daß die oberirdisch gereiften Samen eine harte Samenschale haben, welche eine sofortige Keimung verhindert, während die im Frühjahr unterirdisch gereiften dann, wenn nach der sommerlichen Trockenzeit die ersten Regen kommen, auskeimen.

Wir sehen allso hier unmittelbar, daß der „Keimungsverzug“ der oberirdisch gereiften Samen bedingt wird durch den Bau der Samenschale, deren Ausbildung bei den unterirdisch gereiften Samen eine solche Hemmung erfährt, daß die Keimung bei Wasserzufuhr rasch erfolgen kann. Die Bedeutung der Nährsalzaufnahme aber ist bei einer anderen Papilionacee mit unterirdisch reifenden Samen, der bekannten Erdnuß (Arachis hypogaea) eine noch viel größere — hier kommen die Früchte, welche am Eindringen in den Boden verhindert sind, unter gewöhnlichen Bedingungen (d. h. ohne künstliche Nährstoffzufuhr) überhaupt nicht zur Entwicklung, weil sie auf die Nährstoffaufnahme aus dem Boden angewiesen sind. Bei Trif. subterraneum ist diese, wie wir sahen, zwar förderlich, aber nicht unentbehrlich. Wir können uns vorstellen, wie von einem solchen Verhalten aus das von Arachis hypogaea zustande gekommen sein kann. Wenn das Eindringen in den Boden und die Nährsalzaufnahme aus diesem gegeben war, so konnte die Nährsalzzufuhr von der Mutterpflanze aus ohne Benachteiligung für das Heranreifen der Früchte wenigstens zum Teile ausbleiben, während die organischen Verbindungen natürlich alle von der Mutterpflanze weiter geliefert werden.

Wer den Pflanzen „Bedürfnisse“ zuschreibt, mag sich den Vorgang umkehren und annehmen, die Früchte suchen den Boden auf, weil sie von der Pflanze schlecht mit Nährsalzen versorgt werden. Das ist aber schließlich nur eine teleologische Umschreibung der Tatsachen.

Wir können ferner deutlich verfolgen, wie bei Trif. subterraneum diese „Anpassung“ zustande gekommen ist. Denn in der Sektion Calycomorphe, zu welcher Trif. subterraneum gehört, gibt es andere Arten mit nicht unterirdisch reifenden Früchten, die auch sterile Blüten haben. Bei Trifolium globosum z. B. lösen sich die kugeligen Fruchtstände (in denen die Früchte oben von den über sie hergebogenen sterilen Blüten bedeckt sind) ab und werden durch den Wind fortgerollt. Darin, nicht in dem Schutz gegen Tiere usw. besteht also die „Bedeutung“ dieser sterilen Blüten. Die Blütenstände von Trif. subterraneum haben offenbar die sterilen Blüten schon besessen, ehe sie „subterran“ wurden. Die Abwärtskrümmung der Fruchtstände (die ja auch bei vielen anderen Pflanzen vorkommt) brachte die sterilen Blüten in die feuchte Erde und entzog sie dem Licht um so mehr, als die blühenden Sprosse ohnedies schon auf dem Boden liegen. Man kann leicht feststellen, daß sie in Wasser gebracht rasch auswachsen. Diese Umstände mußten auch die Ausbildung einer schwer durchlässigen Cuticula usw. verhindern. Die sterilen Blüten konnten zur Aufnahme von Wasser und Salzen ausgenützt werden. Die „Anker“funktion aber erscheint ebenso nebensächlich als der Schutz der Früchte gegen Tiere. Die Samen aber werden sofort nach der Reife „ausgesät“ und keimen nach wenigen Monaten.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Neuntes Kapitel.

Die Mikrosporangien der Angiospermen.

§ 1. Bau und Öffnung der Mikrosporangien.

Auf die Anordnung der Mikrosporangien an der Anthere wurde bei Besprechung der Staubblätter (p. 1600 ff.) hingewiesen, ebenso auf die Tatsache, daß bei tetrasprorangiaten Antheren sich zwei benachbarte Sporangien bei der Reife zu einem „Synangium“ vereinigen, und dieses normal durch einen — an einer vorgebildeten Stelle entstehenden — Längsriß sich öffnet (Fig. 1550, *A*, *B*, *D*).

Als Beispiel sei die Anthere vom Hyoscyamus angeführt. Die Öffnungsstelle ist durch ein für beide Sporangien einer Seite gemeinsames „Stomium“ gegeben. Dieses liegt über dem die beiden Sporangien trennenden Gewebe. Es unterbleibt hier die Ausbildung eines Endotheziums. Die das Stomium bildenden Epidermiszellen bleiben kleiner als die benachbarten. Zwischen den beiden mittleren tritt (offenbar nach Auflösung der Mittellamelle, wie bei den Farnsporangien) eine Trennung ein. Schon vorher sind die unter dem Stomium gelegenen Zellen der sterilen Zellplatte in ihrem oberen Teile aufgelöst worden, so daß hier leicht eine Loslösung der Sporangienwand eintreten kann. Man kann die Ausbildung

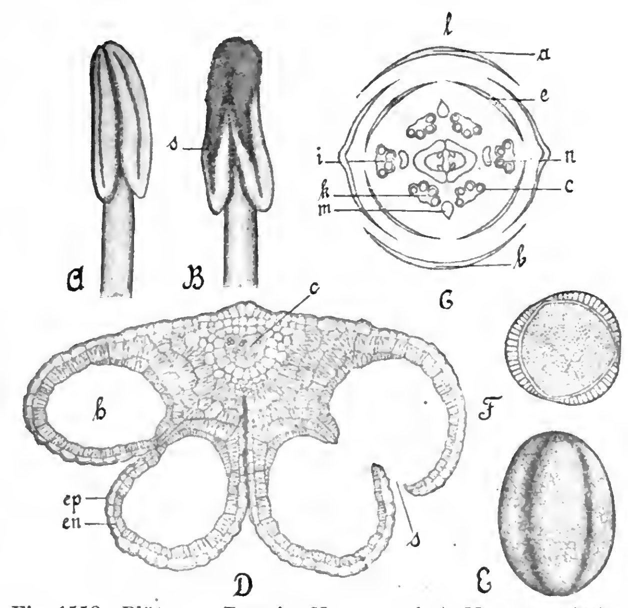


Fig. 1550. Blüte von Brassica Napus nach A. MEYER. *A* Mikrosporophyll mit geschlossener, *B* mit im oberen Teile geöffneter Anthere. *C* Blütendiagramm. *D* Querschnitt durch die Anthere, *ep* Epidermis, *en* Endothezium, *h* eines der 4 Sporangien, aus welchen die Mikrosporen herausgefallen sind, *E* Mikrospore von außen, *F* im Querschnitt.

eines gemeinsamen Stomiums als Stütze der Hypothese betrachten, daß die zwei Sporangien jeder Antherenhäfte eigentlich einem längsgeteilten entsprechen könnten. Im übrigen ist der Bau der für Sporangien übliche. Die sporogenen Zellen sind umgeben von Tapetenzellen, von denen die dem Konnektiv zugekehrten, bei Hyoscyamus besonders stark entwickelt sind [1]). Sie verschwinden später und das Sporangium ist reif für den Öffnungsvorgang.

Dieser wird, wie p. 1533 bemerkt, bedingt durch ein Endothezium (Fig. 1550, *D*). Auf die Ausnahmen von diesem Satz wird unten noch hinzuweisen sein. Hier sei nur noch die Frage erörtert, wodurch das Vorhandensein eines Endotheziums bei den Angiospermen bedingt ist.

Wir werden es nicht darauf zurückführen können, daß die Öffnung der Mikrosporangien unter anderen Bedingungen vor sich gehe, als bei den Gymnospermen, welche — mit Ausnahme von Ginkgo — ein Exothezium besitzen. Ein solches würde — soweit sich das beurteilen läßt — auch bei den Angiospermen durchaus „zweckmäßig" sein — wie es denn auch in Ausnahmefällen bei ihnen auftreten kann. Sein Fehlen muß also mit allgemeinen Organisationsverhältnissen zusammenhängen. In erster Linie wird in Betracht kommen, daß bei den Angiospermen am Vegetationspunkt die äußerste Zellenschicht sich viel früher (als „Dermatogen") besonders ausbildet als dies bei den Gymnospermen geschieht. Sie wird dadurch von der Teilnahme an den weiteren Entwicklungsvorgängen im Sporangium ausgeschaltet [2]). Diese vollziehen sich in den unter der Epidermis liegenden Zellen, damit ist die Bildung eines Endotheziums gegeben.

Gegen diese Ausführung könnte man einwenden, daß sie auf Ginkgo nicht passe, da diese Pflanze sich bezüglich der Dermatogenbildung den übrigen Gymnospermen anschließe und doch ein Endothezium habe. Tatsächlich ist aber die Entwicklung des Ginkgo-Endotheziums (wie hier nicht näher dargelegt werden kann) eine andere als die des Angiospermen-Endotheziums, die für das letztere angeführten Bezüge finden zwar auf Ginkgo keine Anwendung, sind aber für die Angiospermen trotzdem maßgebend — das Ginkgo-Endothezium ist dem der Angiospermen analog, nicht homolog.

Auf die Einzelheiten des anatomischen Aufbaues des Endotheziums kann hier ebensowenig eingegangen werden als auf die Mechanik des Öffnungsvorganges, die wahrscheinlich auch nicht in allen Antheren dieselbe ist. Es sei nur folgendes erwähnt:

1. Bei den meisten Angiospermen erfolgt die Öffnung der Mikrosporangien verhältnismäßig langsam. Der Pollen wird unter deutlich wahrnehmbarer Volumverminderung der Antheren der Verbreitung durch Wind, Tiere oder Wasser zugänglich gemacht.

Ein „Explodieren" der Sporangien, wie es z. B. bei denen vieler Farne eintritt, findet sich nur bei einigen windblütigen Pflanzen. Auch unter diesen weist aber eine wirkliche, durch den Bau der Sporangienwand bedingte Explosion nur Ricinus auf [3]).

In den anderen Fällen handelt es sich um eine Fortschleuderung des Pollens durch die nach Aufhebung einer Hemmung losschnellenden Filamente, ein Vorgang, der für eine Anzahl Urticifloren oft beschrieben worden ist [4]).

---

[1]) Das spricht für die früher vom Verf. geäußerte Meinung, daß von hier aus die Stoffzufuhr zu dem sporogenen Gewebe eine besonders ausgiebige ist.

[2]) Daß das nicht ausnahmslos der Fall ist, braucht kaum bemerkt zu werden.

[3]) Vgl. Ergänzungsband p. 339.

[4]) Vgl. darüber Ergänzungsband p. 331.

Auch Tiere können ein Ausstäuben von Pollen (durch Aufhebung von Spannungen in den Blüten) bedingen. So z. B. bei einer Anzahl Papilionaceen, wie Genista, Sarothamnus u. a., Loranthaceen, Posoquieria fragrans u. a. Es sind das, wenigstens bei den genannten Papilionaceen Mechanismen, die normal nur in Tätigkeit treten, wenn die Blüten von ihren Bestäubungsvermittlern besucht werden. Sie konnten sich also nur dort entwickeln, wo der Besuch der Blüten gesichert ist oder die Pflanze nicht ausschließlich auf die Erhaltung durch Samen angewiesen sind. Der Bau der Antheren hat, soweit untersucht, dabei keine Veränderung erlitten — es handelt sich ja nur um eine andere, plötzlich erfolgende Fortschaffung des Pollens, der sonst mit den geöffneten Antheren vom Winde fortgeweht oder von Tieren abgeholt wird.

Es sei nur ein Beispiel noch erwähnt (das im Ergänzungsband nicht besprochen wurde), um zur näheren Untersuchung Veranlassung zu geben.

Bei Bruguiera eriopetala [1]) sind je zwei Staubblätter von einem klappenartig eingefalteten Blumenblatt eingeschlossen, gegen welches die Filamente gespannt sind. Die Blumenblätter klappen infolge von Erschütterung oder Berührung an einer bestimmten Stelle plötzlich auf, die Staubblätter springen heraus und stäuben den Pollen aus.

2. Als ursprüngliche Öffnungsart betrachten wir, ebenso wie bei den Gymnospermen, die durch einen (durch den Bau der Mikrosporangienwand vorgebildeten) Längsspalt erfolgende. Die Mikrosporangien der Angiospermen sind also longizid.

Als Hauptabweichungen von diesem Typus seien erwähnt: Antheren, die sich durch Klappen und solche, die sich durch Poren öffnen.

Die Klappenantheren finden sich z. B. bei Lauraceen, Hamamelidaceen und Berberidaceen. Sie werden aber meist unvollständig beschrieben. In den untersuchten Fällen (Lauraceen, Berberidaceen) (vgl. z. B. Fig. 1551, *I*) fand ich stets, daß die Eigentümlichkeit des Öffnens vor allem darin besteht, daß die Klappen den klebrigen Anthereninhalt m i t n e h m e n und nach oben schaffen, so daß er durch Insekten leicht abgestreift werden kann. Tatsächlich findet sich diese Öffnungsart auch nur bei insektenblütigen Pflanzen [2]). Die

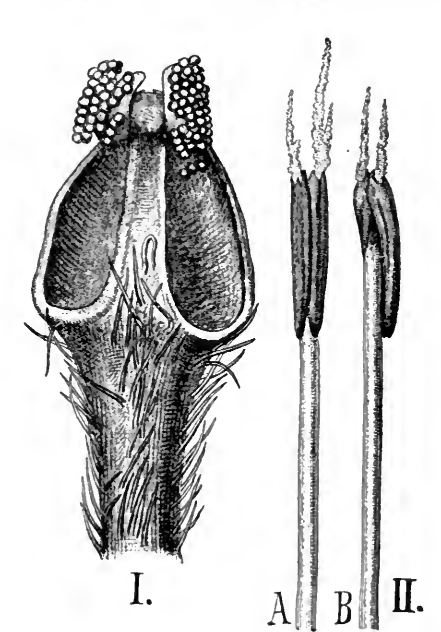


Fig. 1551. *I* Geöffnete bisporangiate Anthere von Cinnamomum dulce (40×). Die Klappen haben die klebrige Pollenmasse mitgenommen. *II* Zwei geöffnete Antheren von Rhododendron Dalhousiae (2×). Porenöffnung.

[1]) K. Gehrmann, Zur Blütenbiologie der Rhizophoraceae. Ber. der d. bot. Gesellsch. XXIX (1911), p. 308. Der Mechanismus dieses Explosionsvorganges ist noch ganz unaufgeklärt. Vermutlich ist beim Blumenblatt eine Entfaltungsspannung vorhanden (ähnlich etwa wie bei einer Impatiensfrucht), die durch Erschütterung ausgelöst wird. Ob auch die Berührung an der Basis eine Erschütternng bewirkt, ist fraglich, zunächst aber wahrscheinlich.

[2]) Die Verbreitung solchen Pollens durch den Wind ist zwar nicht ganz ausgeschlossen, aber doch erschwert.

Ausbildung des Endotheziums ist in derartigen Antheren auf den als Klappe sich ablösenden Teil der Antherenwand beschränkt.

Ebenso unterbleibt die Ausbildung eines Endotheziums (mit Ausnahme der Öffnungstelle) auch an den mit Poren sich öffnenden Antheren (Fig. 1551, *II*). Daß diese Porenöffnung aus der longiziden ähnlich zustandekam, wie wir dies z. B. für die Sporangien der Marattiaceen annahmen[1]) wird z. B. durch das Verhalten mancher Solaneen nahegelegt.

Besondere Gründe für das Auftreten porizider Antheren sind derzeit nur für wenige Pflanzen bekannt. Soweit sich der Sachverhalt übersehen läßt, scheinen porizide Antheren nur bei insektenblütigen Pflanzen mit klebrigen Pollen vorzukommen.

Der Pollen gelangt aus den Öffnungen heraus teils durch eine Zusammenpressung der Antherenwand — so z. B. bei Rhododendron (Fig. 1551, *II*) teils durch die Tätigkeit der die Blüten besuchenden Tiere, sei es, daß sie den Pollen herausschütteln oder herauspressen.

Besonders eigentümlich sind die „Öffnungsröhren", die sich bei manchen poriziden Antheren finden, wie namentlich denen mancher Ericaceen und Araceen.

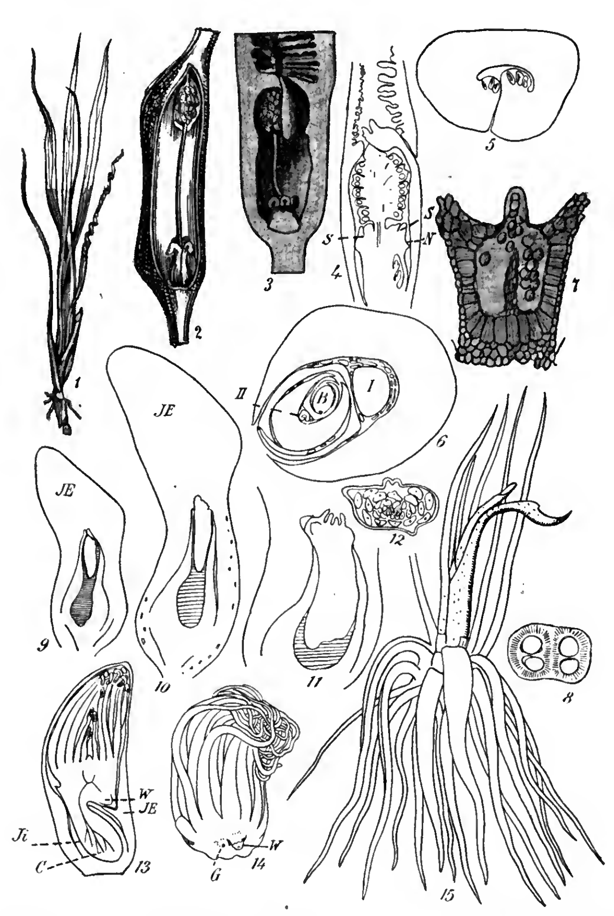


Fig. 1552. Cryptocoryne ciliata. *2—3* Blütenkolben, an welchen ein Teil der Spatha entfernt ist. Oberer Teil des Blütenkolbens dicht mit männlichen Blüten besetzt, unten weibliche. *4* Längsschnitt durch eine jüngere Infloreszenz. *7* Längsschnitt durch ein Staubblatt mit Ausgußröhre oben (in der Mitte). *8* Querschnitt durch ein Staubblatt, Endothezium durch Schraffierung angedeutet.

Für eine der letzteren — Cryptocoryne — hat der Verf. früher den merkwürdigen Antherenbau geschildert[2]). Die männlichen Blüten bestehen nur aus Einer vierfächerigen Anthere, in deren oberem Teil es nicht mehr zur Ausbildung eines Konnektivs kommt (Fig. 1552, *8*). Über

[1]) Vgl. p. 1173.

[2]) K. Goebel, Cryptocoryne eine „lebendig gebärende" Aroidee. Flora 83 (1897).

der Scheidewand an jeder Antherenhälfte bildet sich ein stumpfer, von zartwandigem, inhaltreichem Gewebe erfüllter Fortsatz an der Stelle, wo sonst ein „Stomium“ (Fig. 1552, *7*) ausgebildet wird. Das Zellgewebe wird mit Ausnahme der Außenwände aufgelöst — wahrscheinlich unter Schleimbildung. So entsteht ein Öffnungskegel, der über die Außenfläche der Anthere vorspringt. Aus ihm tritt eine Schleimmasse hervor [1]), in welche die Mikrosporen eingebettet sind — sie wird wohl durch Tiere entfernt werden.

Diese Austrittsröhre wird also als eine besondere Neubildung auf der Anthere, sozusagen als Wucherung des die Sporangien trennenden Gewebes (Septums) angelegt. Noch auffallender ist sie z. B. bei der merkwürdigen Microcasia pygmaea, bei der auf jeder Anthere zwei Hörnchen herausragen, ganz ähnlich wie bei den „Bicornes“. Die Zweizahl erklärt sich aus der Zweizahl der Septen, deren Auswüchse die „Hörner“ darstellen. Ebenso ist es bei den Ausgußröhren der Ericaceen, z. B. von Vaccinium. Es handelt sich also in beiden Fällen um Bildungen, welche den gewöhnlichen Antheren fehlen: Zellkörper, deren innerer Teil später aufgelöst wird, während der äußere einen bald einfachen, bald (wie bei Ericaceen) besonders ausgesteiften oben offenen Kegel oder Zylinder darstellt. Daß bei der dichten Stellung der männlichen Blüten von Cryptocoryne (und anderer Araceen) ein auf der Außenseite befindlicher Porus besser die Entleerung und den Transport des Pollens sichert, als wenn dies seitlich (durch eine Längsspalte) stattfinden würde, ist ohne weiteres klar. Wir finden denn eine (äußerlich) ähnliche Öffnungsweise auch bei anderen Araceen z. B. Zantedeschia aethiopica.

§ 2. Mikrosporangien ohne Endothezium [2]).

Die Ausbildung eines Endotheziums ist eine so allgemeine, daß wir sie früher geradezu als eines der Unterscheidungsmerkmale zwischen Gymnospermen und Angiospermen bezeichnen konnten.

Daß aber auch im Bau der Mikrosporangienwand sich Verschiedenheiten nachweisen lassen würden, war von vornherein zu erwarten. Wenn wir solche antreffen, so fragt es sich, wie sie zustande gekommen sind und wie z. B. beim Fehlen eines Endotheziums die Öffnung des Sporangiums zustandekommt. Und wenn wir bei manchen Angiospermen-Antheren sogar ein „Exothezium“ antreffen: ist das ein Erbstück von Gymnospermenartigen Vorfahren her oder ist es von einer ursprünglichen Endotheziumbildung abzuleiten? Zunächst sei erwähnt, daß man bei ungenauer Beobachtung manchen Antheren ein Endothezium absprechen könnte (und den Lemnaceen z. B. wirklich abgesprochen hat), die in Wirklichkeit eines besitzen. Die das Endothezium bedeckende Epidermis der genannten Pflanzen (ebenso bei den Mikrosporangien von Casuarina, der Proteaceen u. a.) ist aber so kleinzellig, daß sie nur wenig hervortritt.

Für die Frage nach der Rückbildung der Epidermis von Interesse ist das Verhalten der Loranthaceen.

Bei Struthanthus z. B. sitzen, wie Fig. 1553, *6* zeigt, zwischen den Endotheziumzellen (die durch die faserige Wandverdickung hervortreten) nur kleine, vereinzelte Reste der Epidermiszellen. Die Epidermis wird noch normal angelegt, später aber durch das Wachstum der Endotheziumzellen auseinandergezerrt. Denken wir uns die „Tendenz“ eine Epidermis auszubilden noch mehr geschwächt, so wird die äußerste Zellschicht selbst zu

---

[1]) Die wohl zum Teil auch von den Tapetenzellen stammt.

[2]) Vgl. G. Staedtler, Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermenblüten. Flora 116 (1923). Daselbst auch weitere Literatur.

der Ausbildung herangezogen werden können, die sonst eine tiefere Zellschicht aufweist. Es entsteht dann ein Exothezium. Das geschieht bei der Loranthacee Arceuthobium, deren Verhalten sich somit deutlich als ein von dem normalen durch Minderung der Epidermis[1]) abgeleitetes erweist.

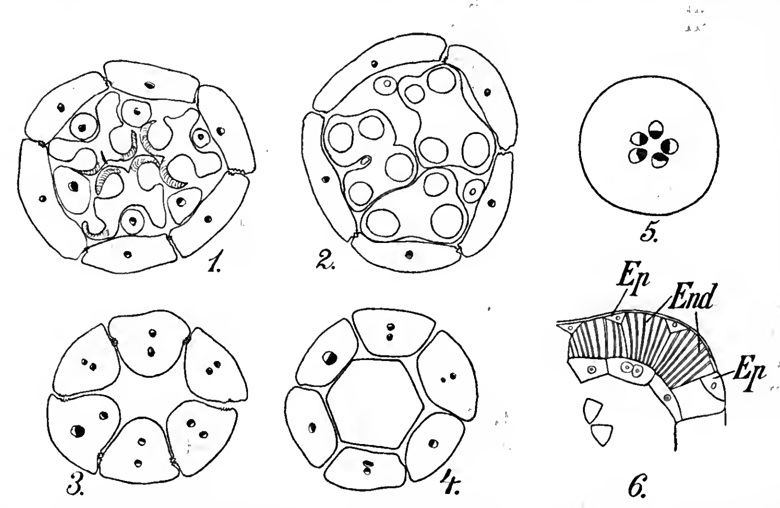


Fig. 1553. Struthanthus calobotrys. *1—5* Querschnitte durch Blüten in verschiedener Höhe. *6* Querschnitt durch eine Antherenwand. *End* mit Verdickungsleisten versehene Endotheziumzellen, welche die Epidermiszellen *Ep* auseinandergedrängt haben (stärker vergr. als die übrigen Abbildungen).

Auch Ricinus weist ein Exothezium auf, das die oben schon erwähnte Pollenausschleuderung bedingt. Daß auch bei dieser Pflanze die Bildung der Epidermis sozusagen unterdrückt wurde, zeigt die Tatsache, daß über der Scheidewand zwischen zwei Mikrosporangien noch ein Epidermisrest erhalten ist.

Dasselbe gilt für einige Urticifloren. Innerhalb dieser Gruppe ist der Bau der Antherenwand ein merkwürdig verschiedener.

Einige davon, wie z. B. Ficus haben noch ein normales Endothezium, bei Humulus ist ein solches der Anlage nach zwar vorhanden, aber die Epidermiszellen werden wie bei Struthanthus auseinandergezogen. Von den mit explodierenden Antheren versehenen Urticifloren haben manche gar keine Verdickungen in der Sporangienwand[2]), andere wie Broussonetia zeigen die Zellen der äußersten Schicht mit solchen versehen. Aber es zeigt sich deutlich, daß auch dies ein abgeleitetes Verhalten ist, da nahe der Öffnungsstelle noch Reste der Epidermiszellen vorkommen. Diese Fälle zeigen uns, daß zwar auch bei Angiospermen die äußerste Zellschicht der Sporangienwand Verdickungen aufweisen kann, daß aber dieses Verhalten nur von dem normalen (Besitz eines Endotheziums) abgeleitet ist.

---

[1]) Im Sinne der anatomisch-physiologischen Ausbildung, nicht in dem der bloßen Lage. Man wird das Exothezium einer Gymnospermenanthere auch nicht als „Epidermis" bezeichnen wollen, nur weil es aus der äußersten Zellschicht hervorgeht — obwohl sogar Spaltöffnungen darin vorkommen (Fig. 1443).

[2]) Die zarte Antherenwand reißt schon vor der „Explosion" der Blüte auf, und die Schleudervorrichtung macht das Schwinden des Endotheziums möglich, führt es aber, wie Broussonetia zeigt, nicht unmittelbar herbei.

Eigenartige Bauverhältnisse zeigen die Antheren der Ericaceen[1]), deren Entwicklung p. 1603 kurz besprochen wurde.

Sie öffnen sich meist durch Poren (Fig. 1551, *II*) oder kurze Längsspalten. Die Öffnungen entstehen aber auf andere Weise als sonst: durch Zerstörung eines an der späteren Öffnungsstelle vorgebildeten besonderen Gewebes. Wir dürfen es wohl gleichstellen mit dem des „Septums", durch dessen Zerstörung die Klappen der Antheren anderer Pflanzen sich ablösen. Ein Endothezium besitzen nur die Antheren vom Clethra, welche durch eine kurze Spalte sich öffnen. Reste des Endotheziums haben sich erhalten bei Rhodothammus, Phyllodoce und Kalmia. Bei Erica und Rhododendron ist es vollständig verschwunden. Bei Loiseleuria und den Epacrideen ist ein Exothezium aufgetreten, welches (ebenso wie bei Rhododendron) bei der Öffnung beteiligt ist, indem es die Pollenmassen herausdrückt. Einige wie z. B. Vaccinium besitzen merkwürdige „Ausschütteröhren". Bei den mit klebrigen Pollen versehenen Antheren (wie z. B. denen von Rhododendron) findet wie erwähnt, ein Herauspressen des Pollens durch Zusammenziehen der Antherenwand beim Austrocknen statt.

Jedenfalls tritt hier eine Mannigfaltigkeit in der Mikrosporangienbildung auf, welche zeigt, daß die Ericaceen-Antheren sozusagen ihre eigenen, von denen der übrigen Dikotylen abführenden Wege eingeschlagen haben. Aber ebenso wie bei den Urticifloren und Ricinus läßt sich auch diese Gruppe von der mit einem Endothezium versehenen ableiten. Wenn dieses verschwindet, ist teils eine Öffnung durch Lochbildung (Gewebezerstörung) teils Ersatz durch ein Exothezium eingetreten. Dieses etwa unmittelbar von dem der Pteridophyten abzuleiten liegt meiner Ansicht nach kein Grund vor.

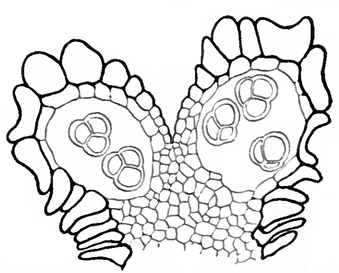


Fig. 1554. Erica carnea. Hälfte eines Antherenquerschnittes. Vergr. Ein „Endothezium" ist (obwohl die Pollentetraden schon ausgebildet sind) nicht vorhanden.

Schließlich sei noch das Verhalten einer Anzahl von Wasserpflanzen erwähnt. Wie bei einigen hygrophilen Pteridophyten (namentlich den Hydropterides und Isoetes) die Ausbildung eines Exotheziums bei den Sporangien unterbleibt, so auch bei einigen Angiospermen, deren Blüten sich im Wasser öffnen, die des Endotheziums.

Unter den Monokotylen seien Zannichellia und Najas genannt[2]). Zostera ist insofern von Interesse, als sie noch ein wenngleich wenig entwickeltes Endothezium aufweist, dessen weitere Reduktion bei verwandten Formen (Phucagrostis) zum vollständigen Verschwinden geführt hat.

Die Öffnung dieser Antheren, die weder Endo- noch Exothezium besitzen, erfolgt wahrscheinlich auf verschiedene Weise. Bei Zannichellia verquellen die Zellwände unterhalb des Stomiums, die Epidermiszellen reißen durch und die Wände bewegen sich auseinander, was wohl durch Wachstum geschieht, welches Staedtler auch für die Öffnung der Antherenwand von Najas in Anspruch nimmt.

Für Zostera und Phucagrostis, deren merkwürdige Mikrosporenbildung später geschildert werden soll, möchte ich dem Druck der Pollenmasse

[1]) A. Artopoeus, Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceen. Flora 92 (1906), p. 309.

[2]) Näheres bei Staedtler a. a. O.

auf die Antherenwand eine Bedeutung für das Öffnen zuschreiben — ohne dafür derzeit andere Gründe anführen zu können, als die, daß zweifellos hier die Mikrosporen innerhalb der Antheren noch lange heranwachsen, die Pollenmasse also an Volumen zunimmt, und daß die Antherenwand unter Druck steht, wie sich zeigt, wenn man annähernd reife Antheren künstlich aufschlitzt. Man hat den Druck des Pollens auf die Antherenwand auch bei anderen Pflanzen für die Öffnung herangezogen, ohne indes dafür einen Beweis erbringen zu können.

§ 3. Entwicklung der Mikrosporangien.

Die oben gemachte Annahme, daß die Ausbildung eines Endotheziums bei den Angiospermen zusammenhänge mit der frühzeitigen Differenzierung der äußersten Zellschicht als Hautgewebe (die sich zunächst dahin äußert, daß sie nur noch durch Antiklinen sich teilt) wird auch durch die Entwicklungsgeschichte der Antheren gestützt. Schon in dem Fig. 1555, I abgebildeten jüngsten Stadium ist das „Dermatogen" deutlich gesondert.

Wie WARMING[1]) nachgewiesen hat, gehen das Archespor sowohl als die das sporogene Gewebe später nach außen hin umgebenden Wandschichten hervor aus einer unter der Epidermis liegenden Zellreihe oder Zellschicht (Fig. 1555, *3*). Es teilt sich nämlich in jeder der vier Staub-

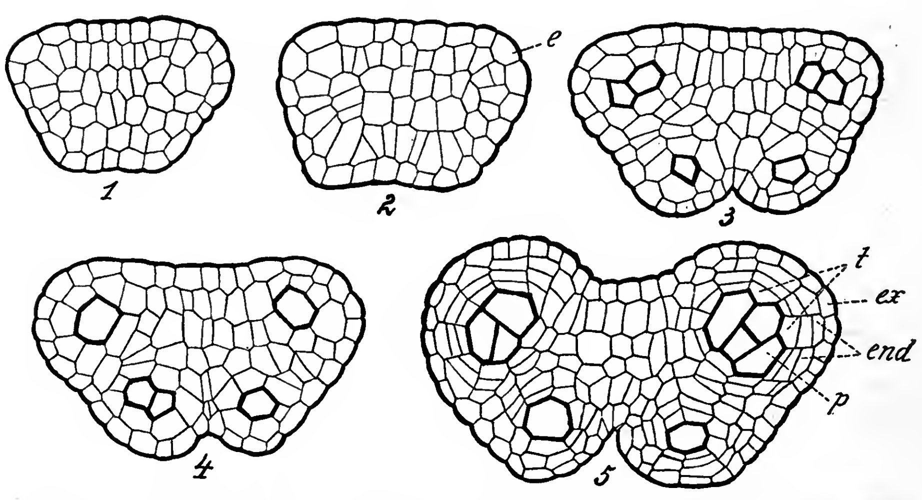


Fig. 1555. Querschnitt durch Antheren von Chrysanthemum Leucanth. verschiedener Entwicklung nach WARMING. *1* ganz junge Anthere. In *3* sind an den 4 Ecken die stärker umrandeten Archesporzellen erkennbar, welche durch perikline Teilungen hypodermaler Zellen entstanden sind (in Fig. 5 mit *p* bezeichnet). *ex* bzw. *e* die Epidermis, *end* Zellschicht, aus der as dEndothezium hervorgeht, *t* Tapetenzellen.

blattkanten eine unter der Epidermis liegende (hypodermale) Zellreihe oder Zellschicht durch perikline Wände (Fig. 1555, *3*, 1558, *2*). Von den dadurch entstandenen Zellen stellen die nach innen hin gelegenen das Archespor, die äußeren die Schichtzellen vor, die sich nun noch weiter durch perikline Wände spalten. Die innersten der aus ihnen hervor-

[1]) WARMING, Über pollenbildende Phyllome und Kaulome, Botan. Abhandl., herausgegeben v. HANSTEIN, II. Bd. 1873.

gegangenen Zellen gestalten sich später zu Tapetenzellen (Fig. 1555 u. 1556 *t, t*), während die anderen Tapetenzellen von den dem Archespor nach innen angrenzenden Zellen geliefert werden. Es ergeben sich die geschilderten Vorgänge, welche in allen Einzelheiten denen in den Sporangien der Gefäßkryptogamen entsprechen, schon aus der Vergleichung der Abbildungen.

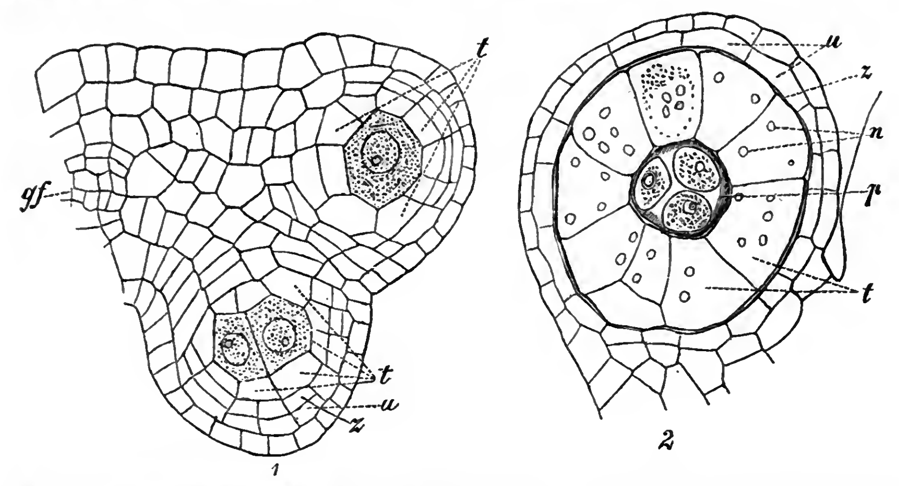


Fig. 1556. Knautia arvensis. Antherenquerschnitte. *1* jüngeres, *2* älteres Stadium, in welch letzterem die nur in Einzahl auf dem Querschnitt vorhandene Pollenmutterzelle *p* sich bereits in vier Tochterzellen geteilt hat. *t* Tapetenzellen, *u* und *z* Schichtzellen, von denen *z* zusammengedrückt wird, *u* das Endothecium bildet. In *2* sind die Tapetenzellen mehrkernig.

Bei Hyoscyamus ist, wie Fig. 1558, *2* zeigt, das Archespor auf dem Querschnitt eine Zellreihe. Das sporogene Gewebe, welches daraus hervorgeht, ist nicht sehr umfangreich. Es besteht nur aus zwei Zellagen und ist bogenförmig gekrümmt, so daß das Gewebe des Staubblattes in den Pollensack hineinragt. Diese Gewebepartien sind von CHATIN als „Placentoiden" bezeichnet worden. Sie haben aber mit einer wirklichen Placenta nichts gemeinsam. Viel umfangreicher ist das sporogene Gewebe entwickelt bei Symphytum (Fig. 1557), es geht auch hier aus einer Zellschicht (die im Querschnitt aus nur wenigen Zellen besteht) hervor (vgl. WARMING's Figuren von Symphytum orientale, a. a. O. Taf. 3, Fig. 1—8).

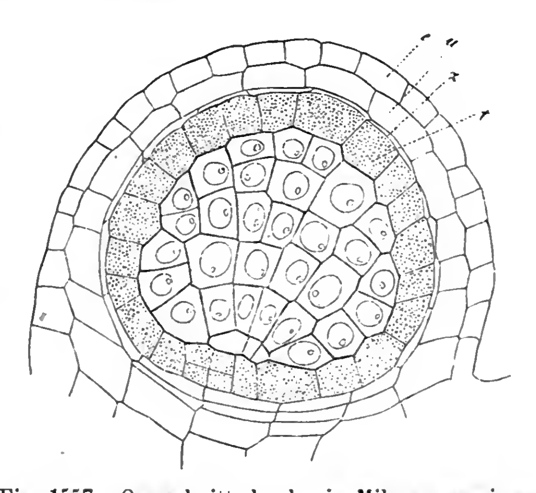


Fig. 1557. Querschnitt durch ein Mikrosporangium von Symphytum officinale. In der Mitte der sporogene Zellkomplex, in dessen Zellen die großen Zellkerne angedeutet sind. Er ist umgeben von einer Schicht Tapetenzellen (*t*), die punktiert sind. Die Wand besteht aus drei Schichten: der Epidermis *e*, der zum Endothezium werdenden Mittelschicht *u* und der schon stark zusammengedrückten Innenschicht *z*.

Dagegen finden sich auch Fälle, in welchen die Archesporzellen direkt zu Pollenmutterzellen werden. So bei Knautia arvensis (Fig. 1556). Das Archespor ist hier eine Zellreihe. Die Zellen verdoppeln sich in einigen Pollensäcken durch eine Längswand (selten zwei). So in Fig. 1556 *1* unten, die beiden dadurch entstandenen Zellreihen werden zu Pollenmutterzellen. In anderen Fällen aber (Fig. 1556 *2*) unterbleibt diese Teilung, und die Archesporzellen werden direkt zu Pollenmutterzellen.

Es ist in Fig. 1556 *1* die äußere Umhüllung des Pollensackes gebildet von vier Zellschichten: den Tapetenzellen (*t*), zwei Lagen von Schichtzellen (*u* und *z*) und der Epidermis. Daß äußere Tapetenzellen und Schichtzellen aus Spaltung einer Zellenlage hervorgegangen sind, ist noch deutlich erkennbar. Die untere Schichtzellenlage (*z*) wird von den Tapetenzellen, die sich, wie

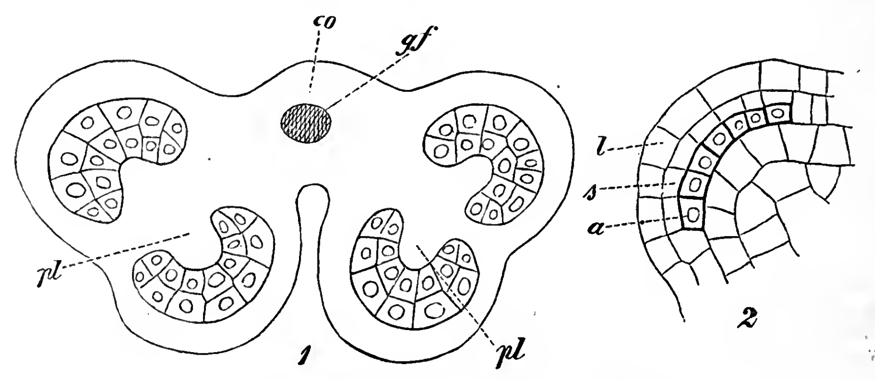


Fig. 1558. Hyoscyamus albus. *1* Antherenquerschnitt, *gf* Gefäßbündel des Konnektivs *co*, in den Mikrosporangien das sporogene Zellgewebe eingezeichnet, *pl* steriles Gewebe unterhalb des sporogenen Zellkomplexes. *2* Schematischer Querschnitt einer jüngeren Anthere, *a* Archespor, *s* Schichtzellen, *l* Epidermis.

Fig. 1556 *2* zeigt, sehr vergrößern, später zusammengedrückt. Ursprünglich diente sie wohl mit zur Stoffzuleitung zum sporogenen Zellkomplex. Die äußere bildet sich, wie bei vielen anderen Pollensäcken, zur fibrösen Zellschicht (dem Endothecium) um. Ihre Zellwände sind auf ihrer Innenseite mit Verdickungsfasern besetzt, welche bedingen, daß später die Öffnungsbewegung auftritt. Das Endothezium entsteht erst spät, bei Hyoscyamus, z. B. erst wenn die Sporenbildung schon begonnen hat. Es enthält die beim Öffnungsvorgang aktiven Zellen, ebenso wie die entsprechenden in den Sporangien der Pteridophyten. Beim Austrocknen entsteht eine Spannung, die Sporangienwand sucht sich (in der großen Mehrzahl der Fälle) nach außen konkav zu krümmen. Die Antherenwand reißt dann an der durch den Bau der Zellen vorgebildeten Öffnungsstelle auf.

Daß die Ausbildung des Endotheziums bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden sein kann (was die Art der Wandverdickung, die Zahl der Zellschichten, aus denen sie besteht, seine Ausdehnung usw.) braucht kaum bemerkt zu werden. Mächtig entwickelt ist es z. B. in den großen Antheren der Zingiberaceen, wo es auch an der Basis der die zwei Sporangien einer Antherenhäfte trennenden Gewebeplatte ausgebildet ist.

Nicht bei allen Pflanzen ließ sich ein in Gestalt einer Zellschicht oder Zellreihe ausgebildetes Archespor nachweisen. So z. B. nicht bei Zannichellia, Najas, Gladiolus, Ornithogalum, Funkia ovata, Eschscholtzia californica, Tropaeolum. Wir sahen schon früher (p. 1607), daß die Pollen-

bildung auch auf sonst sterile Teile der Anthere übergreifen kann, ebenso wie dies bezüglich der Sporenbildung bei einigen Laubmoossporogonen der Fall ist. Wenn dieser Vorgang eintritt, ist die scharfe Abgrenzung eines Archespors nicht mehr möglich. Wie bei den Moosen betrachten wir ihn aber auch bei den Angiospermen als einen abgeleiteten. Das wird durch eine vergleichende Untersuchung verwandter Formen noch näher geprüft werden können.

Als Tapetenzellen sind lediglich die den sporogenen Zellen angrenzenden Zellen zu bezeichnen, deren Bedeutung wie in anderen Sporangien nur die ist, den Mikrosporen Nahrungsmaterial für ihre Ausbildung zu liefern. Dementsprechend sind sie nach der Ausbildung der Mikrosporen meist zerstört. Auf ihr verschiedenartiges Verhalten soll nicht näher eingegangen werden. Es sei nur betont, daß die Tapetenzellen, wie schon die Fig. 1555 und 1556 zeigen, entwicklungsgeschichtlich einen verschiedenen Ursprung haben und daß es schon deshalb unberechtigt ist, den Namen für Zellen zu verwenden, die nicht als Tapetenzellen funktionieren, wie das immer noch geschieht.

Die Gestalt der Tapetenzellen ist selbst in ein und demselben Mikrosporangium nicht durchgehends dieselbe.

Bei Hyoscyamus z. B. sind die dem Vorsprung des Konnektivgewebes (*pl* Fig. 1558) entspringenden Tapetenzellen bedeutend länger als die anderen. Von ihrer Einfügungsstelle aus geht offenbar hauptsächlich die Zufuhr von Baustoffen für die Sporenmutterzellen und Sporen vor sich, und durch die Krümmung des sporogenen Zellkomplexes wird diese Zufuhr erleichtert. Wir werden ähnliches auch bei den Makrosporangien antreffen.

Hyoscyamus zeigt auch eine, bisher, wie es scheint, unbeachtet gebliebene Eigentümlichkeit mancher Mikrosporangien: die, daß von einem bestimmten Entwicklungsstadium an die Wand (einschließlich der Tapetenzellen, die sie auskleiden) stärker wächst als der sporogene Zellkomplex, so daß dieser von (wahrscheinlich durch die Tapetenzellen ausgeschiedenen) Flüssigkeit umhüllt im Sporangium liegt, eine Erscheinung, die auch in den Pteridophytensporangien auftritt.

Es wurde (p. 1605) darauf hingewiesen, daß die Zahl der Sporangien in einer Anthere durch das Auftreten von sterilen Gewebeplatten vergrößert werden kann und daß dieser Vorgang in verschiedenen Familien stattgefunden hat. Schon dieser Umstand spricht, wie dort betont wurde, dafür, daß wir es mit einer aus dem gewöhnlichen Verhalten abgeleiteten Erscheinung zu tun haben. Wie bei manchen Pflanzen (vgl. p. 1606 und 1607) sonst sterile Zellen der Antheren fertil werden können, so auch sonst fertile steril.

§ 4. **Entstehung der Mikrosporen**[1]).

Auf die Übereinstimmung der Entstehung der Zellen, aus welchen der Blütenstaub oder Pollen der Samenpflanzen besteht, mit den Sporen der Pteridophyten hat, wie p. 1533 erwähnt, zuerst H. von Mohl hingewiesen. Sie tritt durch Vierteilung der Sporenmutterzellen auch bei den Angiospermen deutlich hervor. Selbst in den Fällen, in denen man sie

[1]) Im folgenden soll die in den Mikrosporangien gebildete Sporenmenge als Pollen bezeichnet werden, während der Ausdruck „Pollenkörner", Pollenzellen usw. (statt Mikrosporen) als überflüssig nicht mehr verwendet wird. Das entspricht auch der Bedeutung des Wortes Pollen (= Mehl, Staub).

wie bei Zostera und den Asilepiadaceen zunächst nicht hatte finden können, erwies eingehendere Untersuchung ihr Vorhandensein.

Bei den Pteridophyten und Gymnospermen teilen sich die Kerne der Sporenmutterzelle (gewöhnlich unter Reduktion der Chromosomenzahl) es tritt aber meist keine Scheidewandbildung auf, sondern der Kern teilt sich sofort noch einmal und erst dann treten Zellwände auf. Das ist der Typus der „simultanen“ Wandbildung bzw. Mikrosporenentstehung [1]). Schon bei den Cycadeen, aber namentlich bei einer Anzahl von Monokotylen tritt „succedane“ Teilung auf: nach der ersten Teilung des Kerns der Mutterzelle bildet sich zwischen den beiden Tochterkernen eine Scheidewand, der dann in jeder Tochterzelle eine weitere folgt. Indes finden sich sowohl bei Dikotylen als bei Monokotylen Ausnahmen von dem üblichen Teilungsmodus. So weisen unter den ersteren Succedanteilung auf z. B. Magnolia, Liriodendron, Cabomba, Ceratophyllum u. a., unter den Monokotylen Simultanteilung die bis jetzt untersuchten Orchideen, Asphodelineen, Dioscoreaceen u. a. Dabei sei bemerkt, daß man aus der Anordnung der Tetraden nicht auf die Teilungsart schließen kann.

Wodurch der Unterschied zwischen simultaner und succedaner Teilung der Sporenmutterzellen bedingt wird, ist ganz unbekannt — Versuche darüber liegen nicht vor. Man wird nur sagen können, daß die simultane Teilung schon deshalb, weil sie dem für die Pteridophyten maßgebenden entspricht, wohl ein ursprünglicheres Verhalten darstellt, von welchem sich die succedane durch früheres Auftreten der Teilungswand ableiten läßt. Bezüglich der Anordnung der aus einer Sporenmutterzelle hervorgegangenen vier Tochterzellen sind zweierlei Eigentümlichkeiten hervorzuheben, die auch deshalb von Interesse sind, weil die Makrosporen analoge Erscheinungen aufweisen.

a) Bei den Pteridophyten und den Mikrosporen der Gymnospermen ist die Anordnung der Tetradenzellen innerhalb eines Sporangiums so weit bis jetzt bekannt immer dieselbe [2]).

Bei den Angiospermen dagegen kennen wir Pflanzen, bei denen das nicht der Fall ist. Am auffallendsten tritt es hervor bei einigen Monokotylen, bei denen die Sporen nach der Teilung sich nicht trennen, sondern als Tetraden (s. unten) vereinigt bleiben.

Tetraden mit „Tetraeder“anordnung sind in Fig. 1554 abgebildet.

Wie ich vor Jahren darzulegen versucht habe [3]), ist bei den Pollentetraden die Lage der Teilungswände bedingt durch die Gestalt der Pollenmutterzellen. Es sei dies an einem Beispiel kurz erörtert. Fig. 1559 *1—5* zeigt Pollentetraden von Typha Shuttleworthii. Die häufigste Anordnung ist die in Fig. 1559 *1* dargestellte, wobei sich die Pollenmutterzelle in vier in einer Ebene liegende Tochterzellen geteilt hat. In Fig. 1559 *2* sind die beiden Teilungsebenen gekreuzt, bei *3* haben sie eine

---

[1]) Vgl. die Übersicht bei K. Süssenguth, Beih. z. bot. Centralblatt, Bd. 38, Abt. II, 1920.

[2]) Über gelegentliche Abweichungen vgl. Wille. Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen . . . (Christiania Vedenskabs-Selskaps forhandlinger 1886.)

[3]) Zur Embryologie der Archegoniaten, Arbeiten a. d. botan. Institut in Würzburg, herausgegeb. von Sachs, II, 3, 1880, p. 441. Die dort gemachte Annahme betreffs der Aufeinanderfolge der Teilungswände war nicht richtig. Es findet, wie später Wille hervorhob, auch hier eine wiederholte Zweiteilung der Mutterzelle statt. Dies ist indes für die vorliegende Frage von untergeordneter Bedeutung gegenüber der allgemeinen, auch von späteren Autoren angenommenen Beziehung zwischen der Gestalt der Mutterzelle und der Teilungsrichtung, auf die dort speziell für Neottia und Typha hingewiesen wurde.

schiefe Lage zu einander, die Anordnung nähert sich der tetraedrischen. Seltener sind Formen wie *4* und *5*, die aber für den Vergleich mit den Makrosporenmutterzellen von besonderem Interesse sind. Es ist wohl anzunehmen, daß die langgestreckte Gestalt der Pollenmutterzelle (welche für die Anordnung der Tochterzellen bestimmend war) zusammenhängt mit den Raumverhältnissen innerhalb der Mikrosporangien. Ganz ähnlich verhalten sich manche Orchideen wie z. B. Neottia nidus avis u. a.

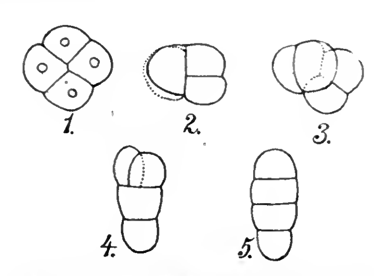


Fig. 1559. Pollentetraden von Typha Shuttleworthii. Vergr.

b) in einzelnen Fällen findet zwar eine Vierteilung des Sporenmutterzellkernes statt, aber es bilden sich nicht mehr vier Sporen aus, sondern drei Kerne gehen zugrunde und nur einer behält die ursprüngliche Funktion bei, wird also zum Kern einer Mikrospore. So bei Cyperaceen, bei denen dann tatsächlich die Sporenmutterzelle zur Spore wird, ein Vorgang, der gegenüber dem der Tetradenbildung eine weitere Rückbildung darstellt [1]).

Als Beispiel sei Isolepis gracilis angeführt. Fig. 1560 *I* zeigt (halbschematisch) eine Mikrosporenmutterzelle vor der Teilung. In *III* sind 4 Kerne angelegt, aber es tritt keine Wandbildung zwischen ihnen auf. In *IV* ist ein Kern größer geworden als die 3 anderen später zugrunde gehenden (was nicht bei allen Cyperaceen der Fall ist), in *V* hat er sich geteilt womit die Trennung der generativen und vegetativen Zelle eingeleitet ist. Bemerkenswert ist, daß, wie Juel [2]) an Carex acuta beobachtet hat, auch die kleinen Kerne noch Vorbereitungen zu Teilungen oder diese selbst ausführen können. Die Tatsache, daß von den vier Tetradenkernen der Mikrosporen nur Einer zur Sporenbildung verwendet wird, ist von besonderem Interesse deshalb, weil sie erinnert an den bei der Entstehung der Makrosporen üblichen Vorgang. Die Makrosporenmutterzelle zeigt, wie schon bei den Gymnospermen erwähnt wurde, auch noch eine Tetradenteilung. Aber nur Eine der vier Tochterzellen bildet sich gewöhnlich zur Makrospore aus. Bei den Angiospermen kann, wie weiterhin zu erwähnen sein wird, auch die Tetradenteilung ganz oder teilweise unterdrückt werden. Eine so weitgehende Rückbildung ist aus der Mikrosporenbildung nicht bekannt. Die Reduktionsteilung könnte hier schließlich auch bei diesen (wie bei den erwähnten Makrosporen) in den Keimungs-

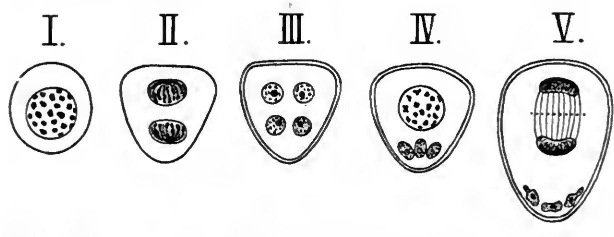


Fig. 1560. Isolepis gracilis (nach Süssenguth). Entstehung der Pollentetraden halbschematisch. *I* Pollenmutterzelle. *II* u. *III* succedane Kernteilung in dieser. *IV* Pollentetrade (nur Ein Kern entwickelt sich weiter, drei andere verkümmern). *V* Teilung des Kerns in generative und Schlauchzelle.

[1]) Vgl. K. Süssenguth, Beiträge . . . Beih. z. bot. Centralblatt, Bd. 38 (1920). Daselbst weitere Literatur.

[2]) H. O. Juel, Beitr. zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, XXXV (1909), p. 655.

vorgang verlegt werden, da bei diesem sich drei Kerne bilden. Aber die generativen Zellen treten meist erst spät auf, und das mag die eben eingeführte Verlegung erschweren, wie es auch der Regel widersprechen würde, daß nur drei Kerne entstehen.

§ 5. Allgemeines über den Bau der Mikrosporen.

Die Mikrosporen der Angiospermen unterscheiden sich in ihrem Bau nicht wesentlich von denen der Gymnospermen und von den Sporen der Pteridophyten. Wie diese besitzen sie eine äußere, nicht mehr wachstumsfähige Schicht der Zellmembran, die Exine, und eine innere, die später an der Schlauchbildung sich beteiligt, die Intine. Nur in seltenen Fällen ist statt einer doppelten eine einfache Mikrosporenwand vorhanden, so bei manchen Wasserpflanzen, deren Mikrosporen nicht durch die Luft verbreitet werden, wie z. B. Ceratophyllum und Zostera. Es erinnert das an die Rückbildung, welche die Mikrosporen von Salvinia, die in den Sporangien keimen, erfahren (auch die Sporangien dieser und anderer Hydropterideen zeigen ja in Verbindung mit dem Wasserleben eine Entwicklungshemmung). Zugleich weist das Fehlen einer Exine bei diesen Pflanzen, deren Mikrosporen durch das Wasser verbreitet werden, besonders deutlich darauf hin, daß ihre Funktion bei den typischen durch die Luft verbreiteten Mikrosporen die einer Schutzhülle sein wird. Wie aber schon bei den Sporen der Pteridophyten die äußere Sporenhülle nicht nur als Schutz, sondern auch für die Verbreitung von Bedeutung sein kann, so auch bei den Angiospermen. Nur bei einem verhältnismäßig kleinen Bruchteil von Arten (Kerner schätzt ihn auf etwa $^1/_8$ der Gesamtzahl) ist der Pollen wirklich als Blütenstaub vorhanden — eine Tatsache — die wohl deshalb oft übersehen wird, weil der stäubende Pollen, z. B. der der Gräser, sich durch seine große Menge besonders bemerkbar macht, während der nicht stäubende weniger auffällig hervortritt. Bei den meisten Angiospermen bildet also der Pollen klebrige oder krümelige Massen, deren Sporen durch ölartige Tropfen auf der Exine, durch stachelige Fortsätze oder durch fadenartige Gebilde in mehr oder minder lockerem Zusammenhange stehen.

Daß sie — falls überhaupt Fremdbestäubung eintritt — nicht zur Windübertragung, sondern für den Transport durch Tiere geeignet sind, ist klar.

Die Herkunft der Substanzen, welche die Vereinzelung der Mikrosporen erschweren [1]) oder verhindern, ist meist ebenso unbekannt wie ihre chemische Beschaffenheit. Denn wenn man z. B. die Fäden, welche sich in den Antheren der Onagrariaceen finden als „Viscinfäden“ bezeichnet, so ist damit noch lange nicht ausgesagt, daß sie mit der klebrigen Substanz in den Früchten von Viscum ihrem chemischen Aufbau nach übereinstimmen, sondern es ist der Namen wohl nur allgemein für klebrige Substanzen verwendet.

So gehen z. B. von den locker zu Tetraden verbundenen Mikrosporen von Zauschneria californica lange Fäden aus (Fig. 1562), mittelst deren sie so zusammenhängen, daß man z. B. bei Einführung einer Nadel in die geöffneten Pollensäcke immer ganze Flocken herauszieht. Diese

---

[1]) Bei Strelitzia reginae finden sich in den geöffneten Antheren ein- oder mehrzellige Fäden, welche die Mikrosporen zusammenhalten. Nach Palla entstehen sie aus Vereinzelung der über den Öffnungsstellen liegenden Oberhautzellen der Antheren. Sie sind klebrig und verfilzen sich leicht miteinander, so daß sie sich an den Körper der Blütenbesucher (Nectarinen) anheften. Palla, Ber. der deutschen bot. Ges., IX (1891), p. 85.

Fäden als „Viscin-Fäden" zu bezeichnen scheint mir nicht berechtigt. Sie stellen etwa 2 μ dicke an den Enden stark verdünnte solide Fortsätze der Exine dar. Wenn man sie quellen läßt, gleichen sie einem aus sehr feinen Fasern zusammengedrehten Strick. Ich möchte sie den „Stacheln" gleichstellen, welche auf der Exine vieler Mikrosporen (z. B. Cucurbita, Malvaceen u. a. vorkommen, vgl. z. B. Fig. 1562). Sie würden dann unter diesen Exinefortsätzen wohl das auffallendste Beispiel darstellen.

In anderen Fällen wird, wie früher (p. 1645) berichtet, Klebesubstanz für den Pollen durch die Narben abgesondert, wofür bei Besprechung der Pollinien sich noch auffallende Beispiele ergeben werden.

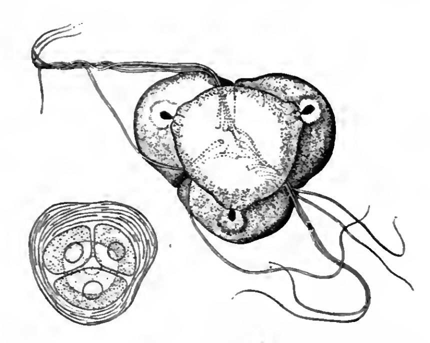


Fig. 1561. Zauschneria californica. Links unten Mikrosporenmutterzelle. (Außenwand in Chloralhydrat stark gequollen.) Tetradenteilung. Oben rechts Tetrade mit fadenförmigen Anhängseln.

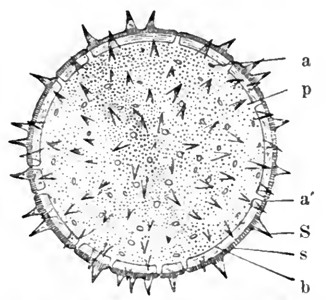


Fig. 1562. Malva silvestris. Mikrospore. Stark vergr. *s* Stacheln der Exine. *a* Austrittsstellen der Pollenschläuche (*a'* eine solche im opt. Durchschnitt). *p* Stäbchen von oben.

Die Stellen, an welchen die Schlauchbildung stattfindet, ist bei den Angiospermenmikrosporen ebenso wie bei denen der Gymnospermen durch die Struktur der Exine gegeben, vielfach sind auch an den betreffenden Stellen schon von der Intine Vorbereitungen für die Schlauchbildung in Gestalt von Membranverdickungen getroffen.

Während aber bei den Gymnospermen die Mikrosporen, soweit bekannt, stets nur Einen Pollenschlauch an der dazu bestimmten Stelle bilden (und zwar wie wir p. 1538 sahen, die Coniferen an der Basis der Mikrosporen) tritt bei den Angiospermen auch in dieser Hinsicht eine größere Mannigfaltigkeit ein. Es gibt einerseits Mikrosporen, die nur Einen Pollenschlauch bilden und zwar an der Spitze der Mikrosporen. Dahin gehören z. B. wahrscheinlich die meisten Monokotylen. Andererseits sehen wir bei manchen Dikotylen z. B. Malvaceen, Cucurbitaceen, Campanulaceen, an der Exine zahlreiche Stellen für den Austritt von Pollenschläuchen angelegt und bei der Keimung auf der Narbe treten z. B. bei Malvaceen (Fig. 1562) tatsächlich auch mehrere Pollenschläuche auf. Diese Mikrosporen sind also polysiphon im Gegensatz gegen die monosiphonen. Daß das Verhalten der letzteren als das ursprünglichere zu betrachten ist, zeigt der Vergleich mit den Pteridophyten. Das Verhalten der polysiphonen Mikrosporen bedarf der weiteren Untersuchung. Es ist anzunehmen, daß nur in Einen der Schläuche (wahrscheinlich den kräftigsten) die generative Zelle einwandert. Wie das zustandekommt ist aber nicht untersucht. Die anderen mögen als Haftorgane und Haustorien vielleicht mitwirken.

Die Gestalt der Mikrosporen ist eine außerordentlich mannigfaltige, ebenso ist die Größe bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene.

Was die Größe betrifft, so wird vielleicht eine genauere Untersuchung Beziehungen zwischen dieser und der Beschaffenheit der Narben, des Leitungsgewebes der Griffel, der Länge des vom Pollenschlauch zurückzulegenden Weges und der Zeit, welche er dazu braucht, erkennen lassen. Ebenso ergeben sich die allgemeinen Beziehungen zwischen der Pollenbeschaffenheit windblütiger und insektenblütiger Pflanzen, obwohl auch hier keine scharfe Trennung möglich ist. Es ist bekannt, daß der Pollen windblütiger Pflanzen in großer Menge gebildet wird und meist aus Mikrosporen mit glatter nicht klebriger oder rauher Exine besteht, während er bei den Pflanzen, bei denen er durch Tiere übertragen wird, in geringerer Menge auftritt und aus klebrigen bzw. rauhen Mikrosporen besteht, die ein Anhaften ermöglichen.

Aber die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Mikrosporen insektenblütiger Pflanzen läßt sich derzeit ebensowenig auf „Anpassung“ zurückführen, wie z. B. die der Stärkekörner, deren Aufbau ja auch für die verschiedenen Pflanzenformen ein verschiedener, aber überall gleich „zweckmäßiger“ ist. Daß ein Stärkekorn von Solanum tuberosum das Schichtenzentrum am schmalen, das (ihm gestaltlich gleichende) von Alpinia officinarum aber am breiteren Ende besitzt, ist durch die Entstehungsart bedingt, so gut wie die Verschiedenheit der Mikrosporengestaltung. Aber man kann die Gestaltungsverhältnisse in beiden Fällen nicht als eine durch Anpassung entstandene nachweisen.

Das gilt auch für die von der gewöhnlichen abweichende Ausbildung der Mikrosporen, z. B. den Fadenpollen, die Mikrosporentetraden und die Pollinien, obwohl wir hier deutliche Beziehungen zwischen der Gestalt der Mikrosporen und ihrer Übertragung wahrnehmen.

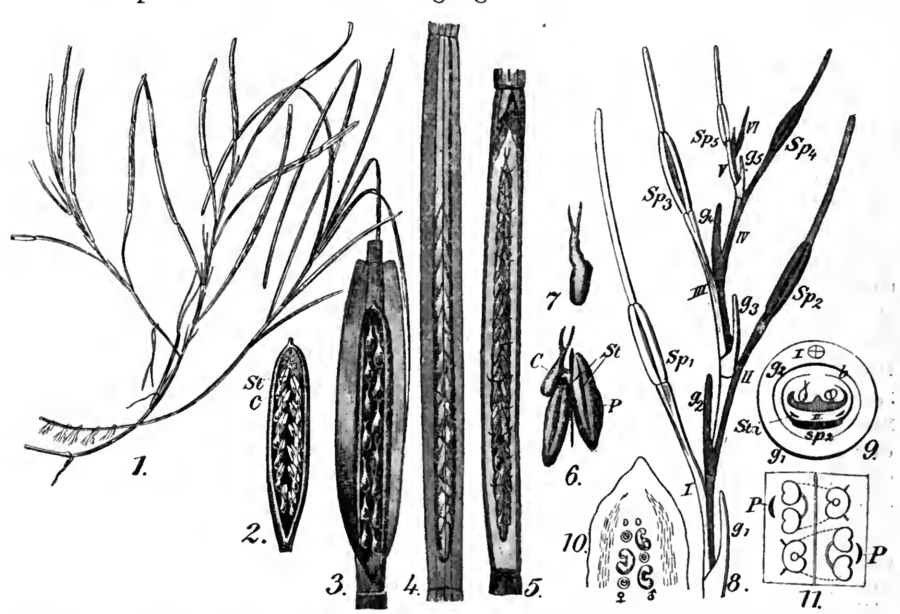


Fig. 1563. Zostera marina. *1* Habitusbild einer blühenden Pflanze nach REICHENBACH. *2* Geöffnete Inflorescenz nach TURPIN, *St* männliche, *c* weibliche Blüte. *6* 2 männliche Blüten, (*St*) nur eine weibliche. Man sieht an dieser die beiden Griffeläste und die über die Anheftungsstelle hinaus gewachsene Basis, auch die männlichen Blüten sind in der Richtung der Längsachse des Inflorescenz stark gestreckt. *9* Schematischer Querschnitt. Die flache Inflorescenzachse, welche die Blüten einseitig trägt, ist gestachelt. (*6* u. *7* nach WETTSTEIN, *9* nach EICHLER.)

§ 6. Fadenpollen.

Besonders weit von der typischen Gestalt der Mikrosporen ab weichen die, welche den Fadenzellen von Zostera (wo Fritsche ihn zuerst auffand) und einigen anderen im Wasser lebenden Monokotylen darstellen.

Statt der sonst verbreiteten Kugel- oder Eiform weisen die Mikrosporen von Zostera lang schlauchförmige Gestalt auf: 2000 μ Länge bei 8 μ Breite[1]) (vgl. Fig. 1564, *F*) daran knüpft sich die Frage: Sind sie als eine mit den Lebensverhältnissen in Beziehung stehende „Anpassung" zu betrachten und wenn, wie ist diese Anpassung wohl entstanden?

Die Blütenstände von Zostera tragen die Blüten nur auf Einer Seite (Fig. 1563, *2—5*). Sie sind ursprünglich von einem Hüllblatt umschlossen, das sich später öffnet und so die Blüten hervortreten läßt. Diese sind sehr einfach: die männlichen bestehen aus Einem Staubblatt, die weiblichen aus einem eine Samenanlage umschließenden Fruchtknoten, welcher zwei Griffel besitzt, die keine besonderen Einrichtungen zum Auffangen von Pollen (wie etwa Narbenpapillen u. dgl.) zeigen; sie spreizen auseinander (Fig. 1563, *6*, *7*).

Eine Eigentümlichkeit der Pollenentwicklung liegt darin, daß die Pollenmutterzellen schon vor Eintritt der Vierteilung stark in die Länge wachsen (sie haben bei dem ersten zur Tetradenbildung führenden Teilungsschritt schon die Länge von 450 μ erreicht). Dieses Längenwachstum erfolgt annähernd parallel der Oberfläche des Blütenstandes. Das dürfte durch die ganze Infloreszenzgestaltung bedingt sein: auch der Fruchtknoten wächst in derselben Richtung nach der Basis hin aus. Merkwürdig und ebenfalls wohl mit der langgestreckten Gestalt der Pollenmutterzellen zusammenhängend ist auch das Vorkommen am sterilen (Nährzellen?) zwischen den ersteren. Die der Länge nach nebeneinanderliegenden Fadenmikrosporen wachsen noch bedeutend heran wobei sie auch Krümmungen erfahren. Es ist wahrscheinlich, daß die Zellenmasse einen Druck auf die Antherenwand ausübt, der diese schließlich zum Platzen bringt — dafür spricht namentlich eine unten anzuführende Beobachtung an Phucagrostis — möglich ist es natürlich auch, daß die Öffnung eine aktive, durch das Verhalten der Zellen der Antherenwand bedingte ist.

Die Blütenstände, deren Hüllblatt sich geöffnet hat, schwimmen auf dem Wasser — natürlich mit der blütentragenden Seite nach oben. Nach Clavaud[2]) sind sie deutlich proterogyn. Die Antheren entleeren ihren Inhalt mit einem Ruck in das Wasser. Die aus fadenförmigen Mikrosporen bestehenden Pollenflocken können durch Wasserströmungen zu den Griffelästen der weiblichen Blüten gelangen, und werden von ihnen aufgefangen. Die Mikrosporen rollen sich um die Griffeläste (ob rein mechanisch oder infolge eines Reizvorganges ist nicht bekannt) und treiben Schläuche, die in das Gewebe eindringen.

Eine besondere Exine konnte ich an den Mikrosporen nicht wahrnehmen, sondern nur Eine Membran, die sich mit Chlorzinkjod schwach violett färbte. Die verwandte, gleichfalls im Meere lebende Phucagrostis myo hat Mikrosporen von einer Länge von 2 mm, einer Breite von etwa 0,01 mm (Fig. 1564, *F*). Aber diese Länge erreichen sie der Hauptsache nach nach der Tetradenteilung. Die Pollenmutterzellen sind nicht so lang gestreckt wie bei Zostera, sondern höchstens eiförmig (Fig. 1564, *D*, *a*, *b*). Merkwürdig ist auch, daß eine andere marine Monokotyle, die zu den Hydrocharidaceen gehörige Halophila gleichfalls Fadenzellen besitzt. Die Fäden sind aber vierzellig, entsprechen also

---

[1]) O. Rosenberg, Über die Pollenbildung von Zostera. Medelande från Stockholms högskolas botaniska institut, Upsala 1901. (Das. auch ältere Literatur.)

[2]) A. Clavaud, Sur le véritable mode de fécondation du Zostera marina. Actes de la soc. Linnéenne de Bordeaux, t. XXXI. Die Annahme, daß die Mikrosporen schon vor der Entleerung einen Pollenschlauch angelegt hätten, dürfte unzutreffend sein.

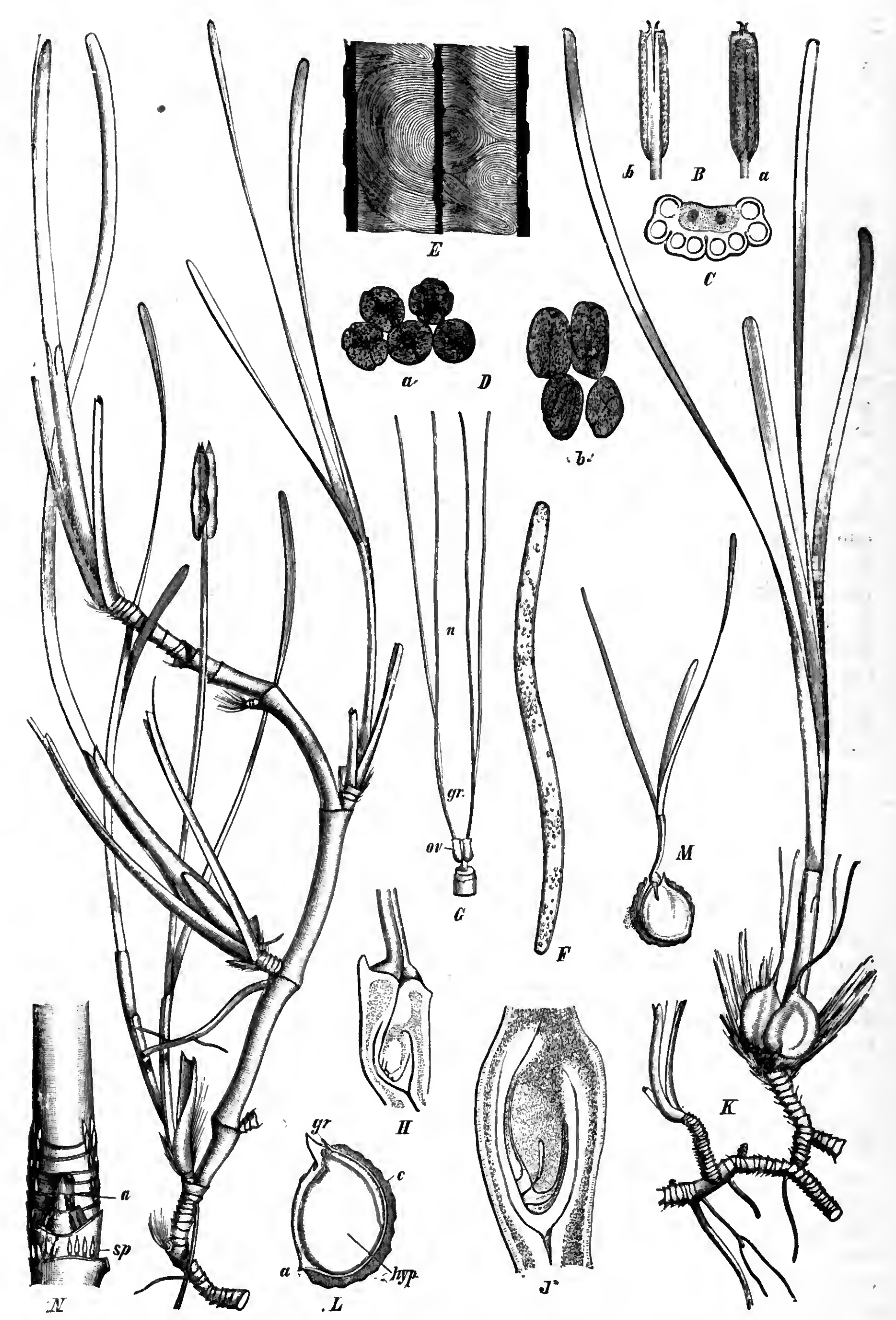


Fig. 1564. Phucagrostis major Cav. (= Cymodocea nodosa) nach BORNET. *A* Habitusbild einer Pflanze mit männlicher Inflorescenz. *B* ♂ Blüte von hinten, *a* von vorn. *C* im Querschnitt. *D a* junge, *b* ältere Pollentetraden. *E* geöffnete Antherenhälfen den gewundenen Fadenpollen zeigend. *F* Mikrospore, welche noch nicht ausgewachsen ist. *G* weibliche Inflorescenz mit zwei Blüten, deren Gabelgriffel bedeutende Länge erreichen. *K* Frucht tragende Pflanze.

— von der Länge abgesehen — wahrscheinlich Pollentetraden von der in Fig. 1560, *5* abgebildeten Anordnung.

Bei den Süßwasser-Najadaceen sind die Mikrosporen nicht fadenförmig — auch die Gestaltung der „Narben" ist eine andere.

Bei Najas z. B. sind die exinelosen Mikrosporen etwa dreimal so lang als breit, auch Ruppia besitzt gestreckte Mikrosporen, die von Zannichellia sind annähernd kugelig. Dieser Pollen sinkt, da er schwerer ist als Wasser, in diesem unter und kann so zu den Narben gelangen.

Nach der oben gemachten Annahme sind es die in den Antheren von Zostera, Cymodocea u. a. gegebenen Bedingungen, welche teils eine starke schlauchförmige Verlängerung der Mikrosporen, teils — (bei Zostera) schon der Mikrosporenmutterzellen bedingen. Das ist zunächst nur eine Vermutung. Sie wird dadurch gestützt, daß es sich um untergetaucht wachsende Pflanzen handelt, deren Mikrosporen sich unter ähnlichen Bedingungen befinden, wie die mancher kleistogamen Blüten, die schon in den Antheren Schläuche treiben. Nur findet die Wachstumsbeeinflussung der Mikrosporen bei den genannten Meerespflanzen früher statt — sie setzt sofort nach Bildung der Sporen ein, so daß die ganze Mikrospore schlauchförmig wird, während das Verhalten der Pollenmutterzellen von Zostera mit der Gesamtgestaltung der Infloreszenzen in Verbindung gebracht wurde.

Wenn also bei Zostera und Phucagrostis eine deutliche „Anpassung" der Mikrosporengestalt an die Art der Pollenübertragung vorliegt, so ist das doch kein Grund, sie als durch „natürliche Zuchtwahl" entstanden zu betrachten. Wir sehen, daß — offenbar bedingt durch die unter Wasser erfolgende Reifung der Antheren — die Mikrosporen mancher Najadeen sich (teils wenig, teils stark) in die Länge strecken und daß diese Längsstreckung schon auf die Pollenmutterzellen übergreifen kann, bei Phucagrostis wenig, bei Zostera stark. Die Längsstreckung der Mikrosporen von Najas (und Ruppia) ist (soweit sich das derzeit beurteilen läßt) ohne Bedeutung für die Bestäubung, die von Zostera und Phucagrostis wird ausgenützt zur Bildung der von den Griffelschenkeln aufgegabelten Pollenflocken. Für die Annahme einer schrittweisen Längerzüchtung der Mikrosporen liegen keine Belege vor. Es findet also unserer Annahme nach eine Beeinflussung durch die Umgebung statt, wie sich das auch im Unterbleiben einer Differenzierung von Exine und Intine ausspricht.

Auch die Mikrosporen des zu den Dikotylen gehörigen Ceratophyllum haben nur eine einfache Haut. STRASBURGER[1]) faßt diese nach ihrer Entstehung als Exine auf — für uns ist hauptsächlich von Interesse, daß im Zusammenhang mit dem submersen Blühen eine Vereinfachung der Wandstruktiur eingetreten ist, wie denn auch ein Endothecium vollständig fehlt. Ob die einfache Haut eine Exine oder eine Intine darstellt ist eine Frage von mehr cytologischem als organographischem Interesse.

§ 7. Pollentetraden und Pollinien.

Wenn die Auflösung der Zellwände der „Spezialmutterzellen", in welche sich eine Mikrosporenmutterzelle bei der Tetradenbildung teilt, nicht oder nicht vollständig erfolgt, bleiben die 4 Tochterzellen miteinander in Verbindung. Es entstehen dann Pollentetraden. Dieser Vorgang, der als eine Hemmung der normalen Entwicklung zu betrachten ist, kommt bei manchen Pflanzen gelegentlich, bei andern regelmäßig vor. Er

[1]) STRASBURGER, E. Beitr. zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum. Jahrb. f. w. Bot. 37 (1902), p. 493.

tritt in verschiedener Ausbildung auf und ist für manche Familie charakteristisch, also auch systematisch von Bedeutung.

Einige Beispiele seien angeführt. Nur lose miteinander verbundene Tetraden (bei denen nur ein Teil der Wände der „Spezialmutterzellen" erhalten bleibt) hat Zauschneria californica. Andere Onagrariaceen weisen meist einzelne Mikrosporen auf. Unter den Amaryllidaceen steht Fourcroya unter den Goodeniaceen Leschenaultia durch Tetradenbildung vereinzelt da. Dagegen haben — soweit das untersucht wurde — wenigstens die Mehrzahl der Gattungen Tetraden bei den Droseraceen, Mimosaceen, Nepenthaceen (nur eine Gattung vorhanden), Ericaceen, Orchidaceen, Typhaceen. Die höchste Stufe der Tetradenbildung ist erreicht, wenn zwar die einzelnen Sporen einer Tetrade keine Exine mehr besitzen, aber die ganze Tetrade — mit Ausnahme der Austrittsstellen für die Pollenschläuche — eine solche aufweist.

Die gegebene (nicht vollständige) Aufzählung zeigt, daß Tetradenbildung bei verschiedenen Familien eingetreten ist und daß sie stattfindet sowohl bei „insektenblütigen" als bei windblütigen Pflanzen (zu letzteren gehören Typhaceen und Juncaceen). Ferner sind darunter solche mit zahlreichen und solche mit nur einer Samenanlage im Fruchtknoten. Das ist zu berücksichtigen, wenn man sich die Frage vorlegt, ob man die Tetradenbildung als eine für die betreffenden Pflanzen nützliche betrachten soll.

Man könnte das annehmen, wenn sich z. B. zeigen ließe, daß dadurch die zur Befruchtung und zur Weiterentwicklung der Samenanlagen und des Fruchtknotens notwendige Zahl von Pollenschläuchen durch die Übertragung von Tetraden sicherer erreicht werde, als bei Übertragung von Einzelsporen. Aber bei der Reichlichkeit, in der die Pollenbildung und Pollenübertragung zustande zu kommen pflegt, ist eine solche Zurechtlegung wenig wahrscheinlich — zumal erst nachgewiesen werden müßte, daß wirklich regelmäßig die Tetraden vier Pollenschläuche bilden, was durchaus nicht immer der Fall sein dürfte.

Aus miteinander verklebten oder sonst in Verbindung bleibenden Pollentetraden bestehende Körper werden als Pollinien bezeichnet. Sie sind offenbar ganz unabhängig voneinander als Parallelbildungen aufgetreten bei zwei Dikotylenfamilien (Mimosaceen und Asclepiadaceen) und einer monokotylen (Orchideen).

Durch die Bildung der Pollinien wird, wie das Verhalten mancher Orchideen (z. B. Ophrys apifera u. a.) zeigt, zwar Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen, aber es handelt sich doch der Hauptsache nach um Pflanzen, bei denen die Pollenübertragung durch Tiere erfolgt. Wo diese fehlt (wie das bei manchen Orchideen vorkommt) bleibt auch der Samenansatz aus. Den Vorteil der Pollinienbildung kann man darin finden, daß bei Gynaeceen mit zahlreichen Samenanlagen durch die Übertragung eines Polliniums auf die Narbe für eine Menge von Samenanlagen die Befruchtung gesichert sei. Das große Interesse, welches die Pollinien besitzenden Blüten erregt haben, rührt namentlich her von den merkwürdigen Einrichtungen, welche zum „Zwecke" der Pollinienübertragung vorhanden sind, Einrichtungen, welche teils zum Ankleben, teils zum Anheften der Pollinien an einen Insektenkörper führen (Klebscheiben und Klemmkörper). Die vergleichende Betrachtung ermöglicht wenigstens, uns ein Bild für das Zustandekommen dieser höchst eigenartigen „Anpassungen" zu gewinnen, die dadurch besonders rätselhaft sind, daß sie trotz ihres oft recht verwickelten Aufbaues auch nicht mehr erreichen als Pflanzen mit viel einfacherer Ausstattung.

Wenn es sich um verhältnismäßig kleine Pollinien handelt, so ist

deren Übertragung durch Tiere auch ohne besondere Anheftungsvorrichtungen möglich.

Bei den Mimoseen hat z. B. H. v. Mohl einen drüsigen Anfang der Pollinien angegeben, A. Engler[1]) dagegen einen solchen in Abrede gestellt. Indes mit Unrecht. Jedes Pollinium hat bei Calliandra, wie Fig. 1565 zeigt, an seinem schmaleren Ende eine klebrige Masse. Nur handelt es sich nicht um einen Zellkörper, wie Mohl annahm, sondern eine schaumige klebrige Masse, welche vielleicht von den Tapetenzellen herrührt. Die Antheren stehen auf langen dünnen Filamenten. Sie führen bei der Reife eine Drehung um 90° aus, so daß die Pollinien wie in einer offenen Schüssel liegen und zwar so angeordnet, daß sie ihre Klebscheiben nach außen richten, so daß sie an ein vorbeistreifendes Insekt leicht angeklebt werden können.

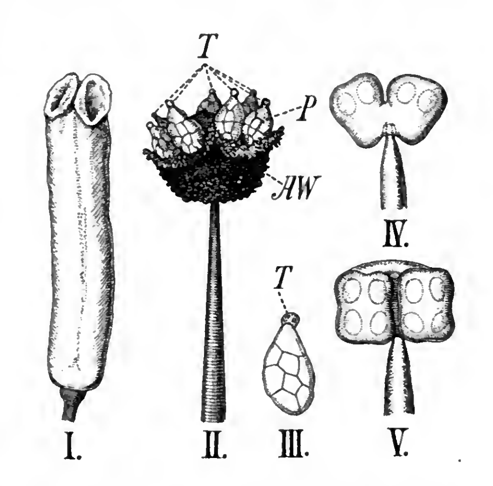


Fig. 1565. *II—V* Calliandra tetragona. *II* geöffnete Anthere (gegenüber *V* um 90° gedreht). In jeder Hälfte 4 Pollinien, welche ihren Klebkörper *P* nach außen kehren. *III* Pollinium mit Klebkörper *T*. *VI* u. *V* ungeöffnete Antheren.

Nicht bei allen Mimoseen treten die Klebmassen so deutlich hervor, wie bei Calliandra. Aber klebrig sind die Pollinien wohl bei allen. Wenn man z. B. mit einem Objektträger die geöffneten Antheren von Albizzia lophantha berührt, bleiben zahlreiche Pollinien am Glase haften.

Im folgenden möge die Pollinienbildung in den genannten Familien näher erläutert werden.

1. Mimosaceen. Einfache (getrennte) Mikrosporen haben Leucaena, Prosopis, Desmanthus und einige Mimosaarten (M. xanthocentra, papposa, calocephala u. a.). Der nächste Schritt ist das Vorkommen von einzelnen Pollentetraden (Mimosa verrucosa, Schrankia angustata, Schr. uncinata). Bleiben zwei oder mehr Pollentetraden miteinander im Zusammenhang, so bilden sich die Pollinien (Acacia, Albizzia, Calliandra u. a.) — indes bleiben diese an Zahl der Tetraden weit hinter den Orchideen-Pollinien zurück. Die Klebmasse, welche den Pollinien anhängt, entsteht, wie erwähnt, vielleicht aus den Tapetenzellen. Wir sehen deutlich, daß die Pollinienbildung eigentlich einen Hemmungsvorgang darstellt; gehemmt wird zuerst die Trennung der vier Tochterzellen der Mikrosporenmutterzellen, dann die Trennung und die Abrundung der Sporenmutterzellen selbst. Dieser Entwicklungsgang hat sich auch bei den anderen polliniebildenden Familien wiederholt. Dazu kommt dann noch die Bildung klebriger Anhängsel an bestimmten Stellen, die Ausbildung der Außenwand der Pollinien usw.

2. Asclepiadaceen (mit Apocynaceen)[2]). Die meisten Apocynaceen haben

---

[1]) A. Engler, Beitr. zur Kenntnis der Antherenbildung. Jahrb. f. w. Bot., V (1876). Demgemäß fehlen auch die Klebkörper auf den Abbildungen in Engler-Prantl's natürl. Pflanzenfamilien.

[2]) Vgl. K. Demeter, Vergleichende Asclepiadaceenstadien. Flora 115 (1922). Daselbst weitere Literatur.

einfache Mikrosporen; Periploca u. a. besitzen Pollentetraden, die Asclepiadaceen im engeren Sinne aus Pollentetraden bestehende Pollinien. Charakteristisch für die Familie ist, daß Sekrete der Narben für die Pollenübertragung verwendet werden (vgl. p. 1645). Diese Sekrete führen zu eigentümlichen, namentlich bei den Asclepiadaceen im engeren Sinne außerordentlich merkwürdigen Gebilden. Sie tragen teils durch Klebrigkeit, teils rein mechanisch zur Pollenübertragung bei. Apocynum hat sie in Gestalt klebriger Platten, bei Periploca sind sie löffelartige gleichfalls klebrige Ausscheidungen (Fig. 1566) die aus ursprünglich 4 getrennten Stücken zusammengesetzt sind.

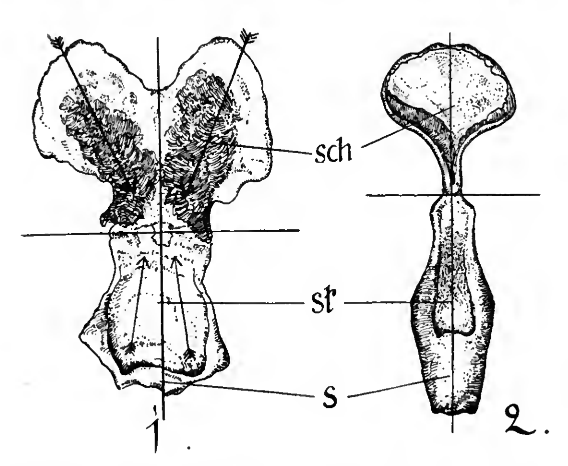


Fig. 1566. Periploca graeca (nach DEMETER). Löffelförmige Klebscheiben. *1* In abnormer, *2* in normaler Ausbildung. Jede Klebscheibe besteht ursprünglich aus vier Stücken, die dann miteinander verschmelzen (in Fig. 1 durch die Pfeile angedeutet).

Bei Asclepias u. a. treten von den Narbenausscheidungen nur die beiden oberen Stücke miteinander in Verbindung (Fig. 1510), sie stellen die „Klemmkörper" dar. Die beiden unteren setzen sich an je ein Pollinium an. Die Blüte ist so gebaut, daß die Beine oder die Rüssel der blütenbesuchenden Insekten durch die eigenartige Ausbildung der Staubblätter („Leitschienen") und der Narbenkopf in Spalten (zwischen den 5 Staubblättern) gleiten, aus denen sie dann die Pollinien an den Klemmkörpern herausziehen müssen. Es ist also je ein Paar von Pollinien, die je zwei verschiedenen Antheren entstammen, miteinander vereinigt.

Die Art der Übertragung im einzelnen wird in der blütenbiologischen Literatur geschildert. Hier kam es nur darauf an, folgendes hervorzuheben: 1. Die Reihe: Einzelsporen — Tetraden — Pollinien, 2. die Reihe: klebrige Narbensekretion zum Transport einzelner Mikrosporen — Bildung von Klebscheiben zum Transport von Tetradenanhäufungen — Bildung von Klemmkörpern (mit Anhängseln) zum Transport von Pollinien. Da diese im letzten Fall rein mechanisch erfolgt, so konnte die Klebrigkeit, die ursprünglich auch bei der Asclepiadaceenreihe vorhanden war, wegfallen. Das konnte einfach durch rascheres Erhärten der Narbensekrete vor sich gehen.

3. Orchideen. Einzelne Mikrosporen finden sich bei den „Diandrae" z. B. bei Cypripedium. Unter den Monandrae weist sie nur Cephalanthera auf[1]). Die übrigen mit einem Staubblatt versehenen Orchideen besitzen Pollinien, wenn auch die Verkittung der Pollentetraden (bezw. der Tetradenpakete) untereinander eine verschieden starke ist.

---

[1]) Ob alle Arten ist wohl nicht näher untersucht. Es ist von Interesse, daß diese Blüten auch kein Rostellum besitzen, dessen Ausbildung in enger Beziehung zur Bildung der Pollinien steht. Der Unterschied zwischen dem aus einzelnen Mikrosporen bestehenden Pollen und den Pollinien ist insofern kein sehr erheblicher, als auch der erstere sehr klebrig ist.

Auf die Ausbildung der Pollinien (im einzelnen ihre Zahl usw.) kann hier nicht eingegangen werden. Erwähnt seien nur die merkwürdigen Einrichtungen, welche zu ihrer Übertragung getroffen sind. Es kommt hier dreierlei in Betracht. Einmal sind (wie bei den Mimosaceen) die Pollinien selbst mit Klebstoffen (wahrscheinlich von den Tapetenzellen herrührend) ausgestattet. Dann bilden manche Pollinien langgestreckte, die Übertragung erleichternde Anhängsel („caudiculae") Fig. 1567, *Orchis, 1, 2*) und außerdem wird auch eine der drei Narben zur Übertragung herangezogen, indem sie ihrer ursprünglichen Funktion als Narbe entfremdet und zum Organ der Pollinienverbreitung umgebildet wird. Es ist dies die mediane, vor dem einzigen Staubblatt stehende Narbe, die man, weil sie vielfach schnabelförmig vorspringt, als Rostellum bezeichnet (*R*, Fig. 1567, *Orchis, 1*). Am weitesten geht diese Umbildung, wenn das Rostellum an seiner Spitze eine Klebscheibe bildet, die durch ein Mittelstück, den „stipes" mit dem Pollinium (oder den Pollinien) zusammenhängt (Sp. Fig. 1567, Phajus). Die Untersuchungen HIRMER's haben die verschiedene Ausbildung der Pollinien

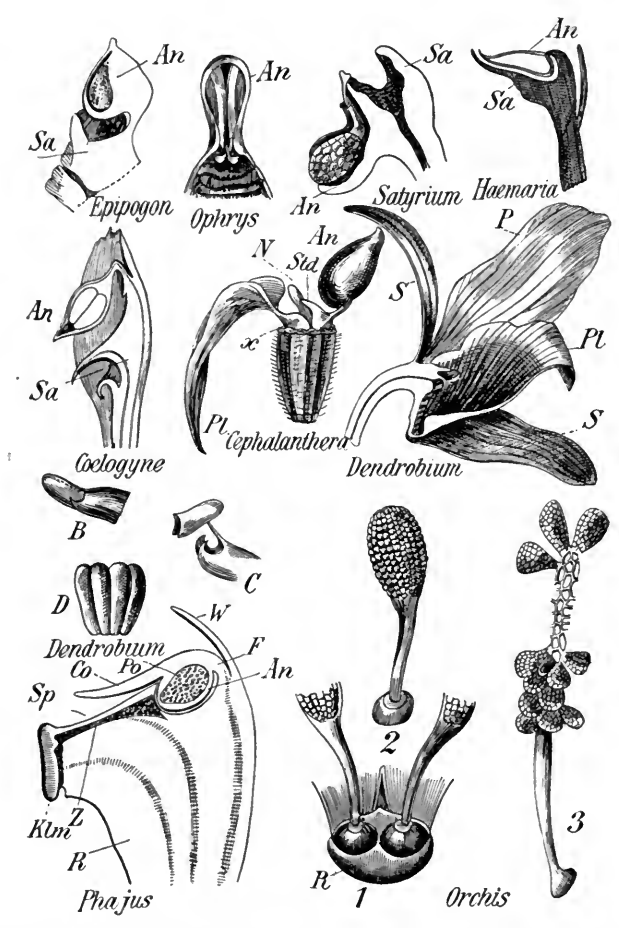


Fig. 1567. Antherenbildung und Pollinien verschiedener Orchideen nach PFITZER. *An* Anthere, *Sa* oberer Teil des Gynostemiums, *F* Filament, *Po* Pollinien, *Co* Caudicula, *Sp* Stipes, *Klm* Klebmasse, *R* Rostellum.

und ihrer Übertragungsapparate näher kennen gelehrt [1]). Dabei ist besonders bemerkenswert, daß die Pollinienbildung mit der Ausbildung des Rostellums in engster Beziehung steht, so, als ob beide zu einem gemeinsamen Zwecke zusammenwirken würden.

Einfach gestaltet ist der Apparat bei Dendrobium. Hier bildet das

[1]) M. HIRMER, Beitr. zur Organographie der Orchideenblüte. Flora 113 (1920), p. 213 ff.

Rostellum (*R* Fig. 1568) auf seiner morphologischen Oberseite, der scheinbaren Unterseite — eine Klebmasse, welche beim Rückzug eines Insektenrüssels an die Pollinien angeheftet wird und diese mitnimmt. Es liegt also nichts anderes

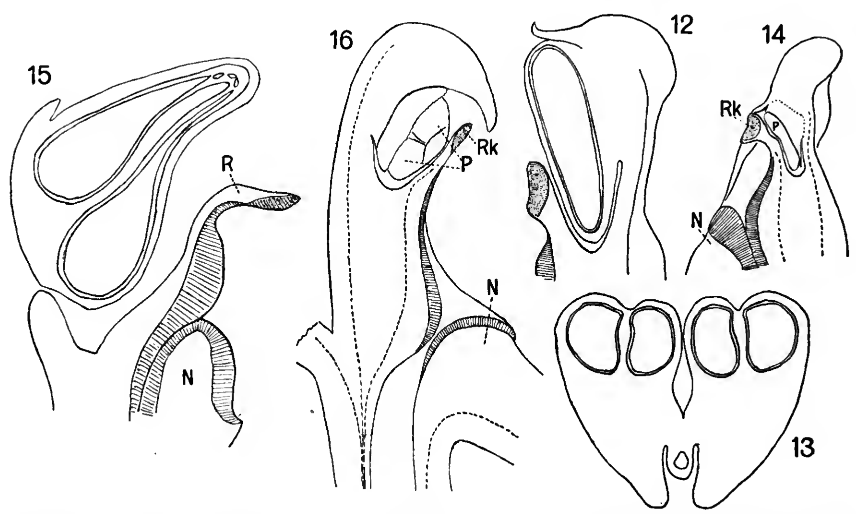


Fig. 1568. (Nach Hirmer.) *14* Dendrobium nobile. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte. *R* Rostellum, das an der Spitze eine Klebmasse (schraffiert) bildet. *N* Narbe. *p* Pollinien. *13* Querschnitt durch eine Anthere, welche die normale Ausbildung der Mikrosporangien zeigt.

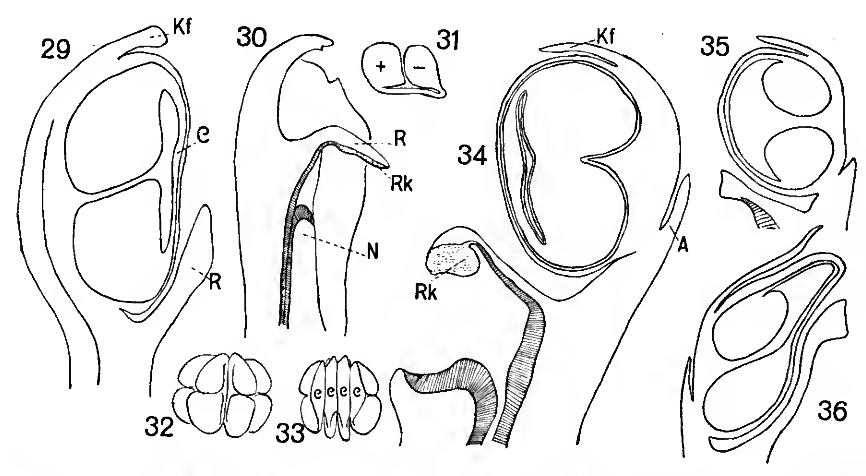


Fig. 1569. (Nach M. Hirmer.) *29* Laelia anceps. Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe. *C* Caudicula. *31* Ein Pollinium. *32—33* Die 4 Pollinien einer Anthere. *32* von hinten, *33* von vorn. *C* Caudiculae, mit denen die Pollinien angeklebt werden.

vor, als bei den Narben, deren Narbenpapillen für Klebstoffbildung benutzt wurden (vgl. p. 1645). Ähnlich verhält sich Laelia (Fig. 1569), nur daß hier die Pollinien durch Einstülpung sterilen Gewebes eine schmale bandförmige Ausbildung auf ihrer Vorderseite (aber nicht an ihrer Spitze) erhalten (Caudicula),

die aber noch Mikrosporen enthält, während bei anderen Orchideen die sporogenen Zellen in der „caudicula“ ganz gehemmt werden können. Hier wird die Rostellum-Klebmasse dann angeklebt. Ähnlich verhalten sich die Coelogynen, Spiranthinae u. a., nur daß bei ihnen das obere Ende jedes Polliniums spitz ausgezogen die Caudicula bildet. Das Rostellum ist in allen diesen Fällen noch verhältnismäßig primitiv ausgebildet, d. h. es weicht von der typischen Narbenausbildung nicht weiter ab, als das auch sonst bei teilweise „steril“ gewordenen Narben der Fall ist.

Als einen weiteren Fortschritt kann man es betrachten, wenn die Rostellumspitze sich im ganzen ablöst. Ihr haften die Pollinien nach Öffnung der Anthere durch die stark klebrigen Caudiculae (Podochilinen, Glomerinen u. a.) an.

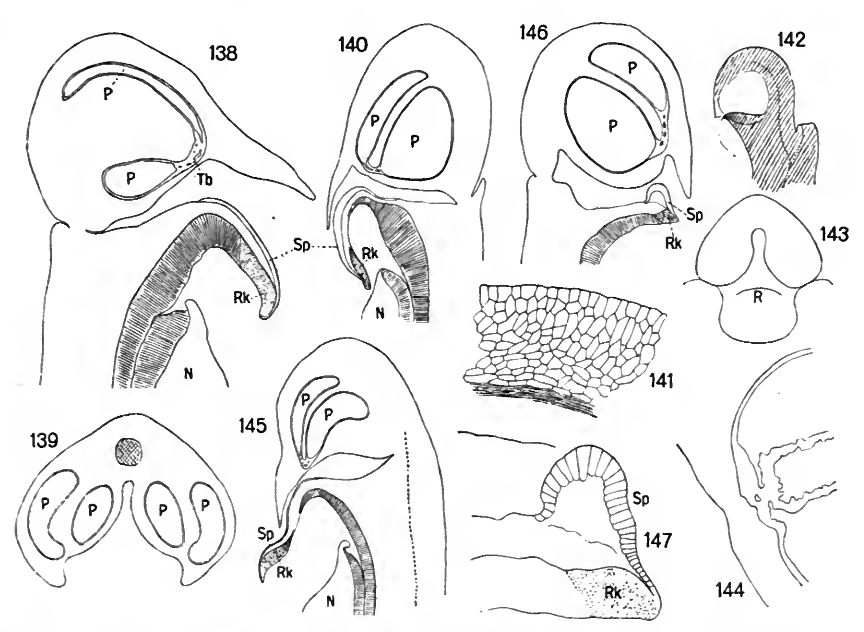


Fig. 1570. (Nach HIRMER.) *138* Bifrenaria Harrisoniae. Teil eines Blütenlängsschnittes, *p p* Pollinium an dessen Spitze sich eine Klebstoff liefernde Tapetenbrücke *Tb* befindet. *Sp* Stipesplatte; *Rk* Rostellumklebmasse, *N* Narbe. Ähnlich bei Lycaste Skinneri *139—144*, Anguloa Ruckeri *145* und Xylobium elongatum *146—147*.

Löst sich vom Rostellum außer der Spitze noch ein kürzeres oder längeres Band der Oberfläche ab, so entsteht dadurch ein „Stipes“ (Sp. Fig. 1570), an welchem die Pollinienspitze angeklebt wird (Lycastinae, Maxillaria, Cymbidium, Catasetum u. a.) Damit verbunden ist häufig das Zusammenfließen des sporogenen Gewebes einer Antherenhälfte zu einem (Doppel-)Pollinium. Diese Orchideen können wegen des Verhaltens ihrer Antheren als „akrotone“ bezeichnet werden (nicht aber die andern von PFITZNER dazu gezählten).

„Basiton“ sind die Ophrydinen — die „Caudicula“ findet sich hier an der Basis und tritt in Verbindung mit einer vom Rostellum gebildeten „Klebscheibe“ Fig. 1571, *1*).

Wir sehen also die Einrichtungen zur Pollenübertragung in verschiedener Ausbildung auftreten — teils einfacher teils verwickelter. Ob man die einfacheren Einrichtungen als Vorstufen betrachten kann, welche die verwickelteren

durchlaufen haben, ist sehr zweifelhaft. Sie funktionieren anscheinend nicht weniger gut als die verwickelteren.

Es wurde schon im Ergänzungsband (p. 280) darauf hingewiesen, daß die merkwürdigen Einrichtungen zur „Bestäubung" der Orchideen keineswegs immer von Erfolg begleitet sind und daß das Ergebnis der schönen Blütenanpassungen vielfach hinter dem viel einfacher ausgestatteter Pflanzen zurückbleibt. Es ist das Prinzip der Mannigfaltigkeit, das uns hier wieder in besonders auffallendem Maße entgegentritt. Aus reinen Nützlichkeitserwägungen heraus wären so verwickelte Gestaltungen, wie wir sie in den Orchideenblüten antreffen, nur dann zu verstehen, wenn sie die einfachen übertreffen würden. Das ist aber, soweit wir derzeit sehen können, nicht der Fall.

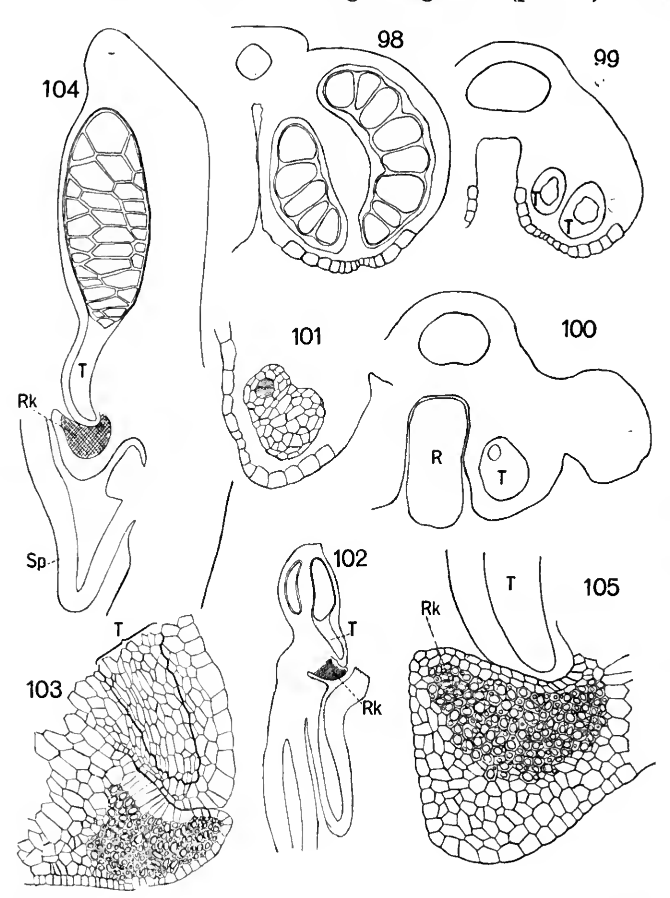


Fig. 1571. Nach Hirmer. *98—103* Gymnadenia odoratissima, *98—100* Antherenquerschnitte in verschiedener Höhe, *102* Längsschnitt durch das Gynostemium, *T* Caudicula, *Rk* Rostellumklebscheibe, *104* Orchis mascula, dasselbe, *Sp* Sporen.

§ 8. Verschiedene Mikrosporen in ein und derselben Blüte.

In Blüten, die verschieden ausgebildete Staubblätter besitzen, können auch Verschiedenheiten in der Ausbildung der Mikrosporen auftreten, von denen es sich fragt, ob sie mit einer Verschiedenheit der Funktion verbunden sind.

So z. B. bei Lythraceen. Die mittel- und kurzgriffeligen [1]) Blüten von Lythrum Salicaria haben 6 längere Staubblätter mit roten Antheren und grünem Pollen, die 6 kürzeren gelbe Antheren mit gelbem Pollen (von den Größenverschiedenheiten kann hier abgesehen werden). Der grüne Pollen ist stärkereich, der gelbe fast stärkefrei und fettreich [2]). Eine

[1]) Bei den langgriffeligen besteht diese Verschiedenheit nicht.

[2]) Tischler, Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot. 9 (1917), p. 461.

wesentliche physiologische Verschiedenheit zwischen beiden Mikrosporenformen scheint aber nicht vorhanden zu sein. Ob eine solche bei anderen Lythraceen eingetreten ist, bei denen man angenommen hat, daß ein Teil des Pollens nur der „Verköstigung" der Blütenbesucher, der andere (anders gefärbte) der Bestäubung diene, erscheint sehr zweifelhaft.

Dasselbe gilt für manche Cassia-Arten mit verschieden ausgebildeten Staubblättern, die als Befruchtungs-, Verköstigungs- und Anklammerungsstaubblätter gedeutet werden. In Wirklichkeit liegen bei den beiden letztgenannten Formen Hemmungsbildungen der Staubblätter vor, welche auch mit einer (bei der verschiedenen Arten verschieden weit gehenden) Hemmung der Pollenausbildung verbunden sein können. Von einer durch Anpassung zustandegekommenen Arbeitsteilung zwischen den Antheren und ihren Mikrosporen kann man aber nicht wohl sprechen [1]). Auch nicht — soweit bekannt — bei den Melastomaceen, bei denen gleichfalls in den verschieden gestalteten Antheren verschiedene Mikrosporen gebildet werden.

§ 9. Keimung der Mikrosporen.

Die ersten Keimungsstadien der Mikrosporen treten ein, solange sie noch innerhalb der Mikrosporangien liegen. Der Kern rückt mehr an die Peripherie und teilt sich dort in zwei ungleichwertige Tochterkerne, die in zwei ungleiche Zellen gelangen (Fig. 1572).

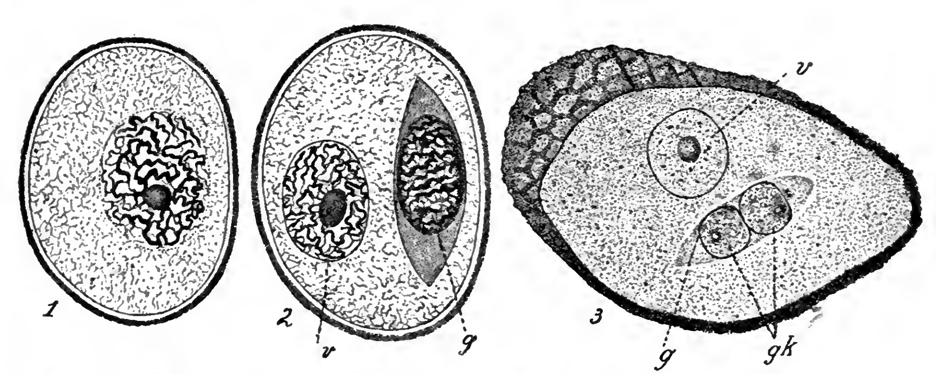


Fig. 1572. Mikrosporenkeimung von Lilium martagon nach Guignard. (*1*, *2*) und (*3*) Ungekeimte Mikrospore im Durchschnitt. *2* Gekeimte, *v* Kern der vegetativen Zelle, *g* schon von der Innenwand abgelöste generative Zelle. *3* Generative Zelle geteilt, *gk* Spermakerne.

Schon bei einer Anzahl Gymnospermen (z. B. Cupressaccen) wird bei der Mikrosporenkeimung keine Prothalliumzelle (im engeren Sinne) mehr gebildet (p. 1541). Bei den Angiospermen trifft das allgemein zu. Es findet in den Mikrosporen nur eine Teilung in zwei ungleich große Tochterzellen statt (Fig. 1573), eine kleinere „generative" und eine größere, die vegetative oder Schlauchzelle. Wir können also sagen: die Keimung beschränkt sich auf die Bildung eines rudimentären Antheridiums. Von Variationen scheint bei der Mikrosporenkeimung nur die vorzukommen, daß der „generative" Kern sich entweder erst nach oder vor der Schlauchbildung in zwei „Spermakerne" teilt. Diese Einförmigkeit dürfte darin begründet sein,

[1]) Vgl. Tischler a. a. O. und die dort angeführte Literatur.

daß in der Mikrosporenkeimung der Angiospermen schon das äußerste Ende der Reduktionsreihe erreicht ist.

Eine Dislokatorzelle wird auch nicht mehr gebildet. Das hängt zusammen damit, daß bei der Zellteilung im Innern der Mikrospore keine feste Teilungswand zwischen den beiden Tochterzellen mehr gebildet wird. Es entsteht zwar eine (vielleicht nur aus Pektinstoffen bestehende) Zellwand (Fig. 1573 *M M*). Aber diese verschwindet später wieder. Die beiden Zellen liegen, jede von ihrer Plasmahautschicht umgeben, zunächst nebeneinander. Dann rundet sich die generative zu fast kugeliger Gestalt ab, sie wird langgestreckt, und berührt nunmehr die Wand der Mikrospore nur noch mit einem schmalen Ende. Dann schließen die Ränder der Hautschicht der Schlauchzelle am früheren Ansatzpunkt der generativen Zelle zusammen, und die letztere wird so vom Protoplasma der ersteren umschlossen (Fig. 1573, *IV*). Wodurch diese eigentümlichen Gestaltveränderungen bedingt werden (Änderungen der Oberflächenspannung in der Hautschicht, in der Beschaffenheit des Protoplasmas oder anderen Ursachen) ist nicht bekannt, auch nicht welche der beiden Zellen bei dem eigentümlichen Vorgang aktiv beteiligt ist[1]). Später bildet die vegetative Zelle den Pollenschlauch und der Kern der generativen teilt sich in zwei Tochterkerne, wie bei den Gymnospermen. Die Gameten selbst aber scheinen bei den Angiospermen auf die Zellkerne reduziert zu sein — wenigstens wird ihnen der Besitz von Protoplasma gewöhnlich abgesprochen. Vielfach sind sie gestreckt, wurmförmig, einer gelangt normal in die Eizelle, der andere verschmilzt mit dem sekundären Embryosackkern.

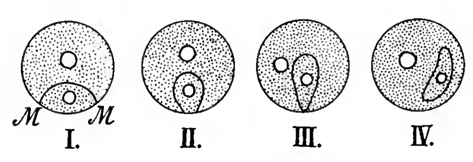


Fig. 1573. Schema für die Mikrosporenkeimung bei Angiospermen. *I* Abtrennung der generativen Zelle durch die Wand *M M*, *II*, *III* Veränderung der Hautschicht der generativen Zelle, in *IV* ist diese von der Innenwand der Mikrospore abgelöst.

Zehntes Kapitel.

Die Makrosporangien der Angiospermen.

Vorbemerkung. Wenn wir die Samenanlagen als Makrosporangien bezeichnen, so geschieht dies nur der Kürze halber, eigentlich kommt, wie früher erwähnt wurde, nur dem Nucellus diese Bezeichnung zu.

§ 1. Äussere Gestaltungsverhältnisse der Makrosporangien.

Der großen Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Samenanlagen wird die in den Lehrbüchern übliche Einteilung in „atrope“ (geradläufige): Mikropyle dem Funiculus gegenüberliegend (Fig. 1574, *I*), anatrope (Nucellus um 180° gedreht, Mikropyle neben dem Funiculus, Fig. 1574, *II*)

---

[1]) Einzelheiten bei W. Friemann, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn 1910 und G. Wefelscheid, Über . . . der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911.

und kamylotrope (mit gekrümmtem Nucellus, Mikropyle neben dem Funiculus) in keiner Weise gerecht. Zwar ist es, da zwischen den einzelnen Ausbildungsformen vielfach Übergänge vorkommen, nicht möglich, scharf abgegrenzte Kategorien aufzustellen. Aber es müssen diese doch einigermaßen nach ihrem Zustandekommen aufgestellt und so unterschieden sein, daß man daraus auch die Ausbildungsform der Samen ableiten kann. Tatsächlich aber entsteht die „kampylotrope" Samenanlage einer Leguminose z. B. von Phaseolus[1]) (Fig. 1574, *IV*, *IX*) anders als die ebenfalls als kampylotrop bezeichnete einer Crucifere oder einer Caryophyllacee (Fig. 1574, *III*, *VIII*). Und es fehlt eine Kategorie vollständig, die der hemitropen (nur um 90° gedreht, Fig. 1574, *V*, *X*).

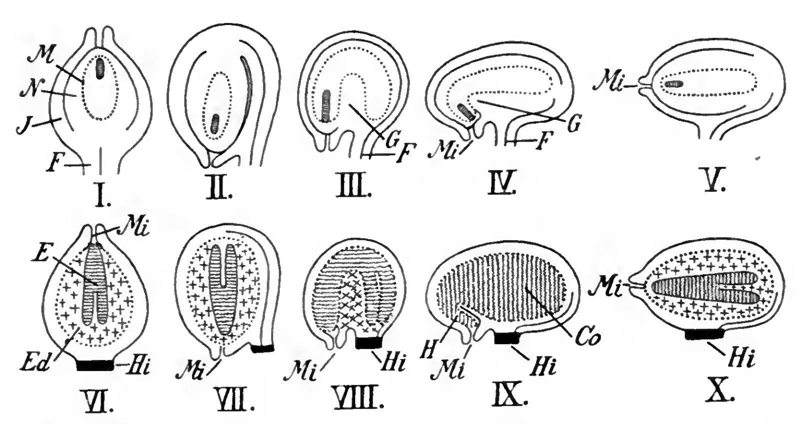


Fig. 1574. Schematische Darstellung der Haupttypen der Samenanlagen und Samen. Es sind Samenanlagen mit je einem Integument angenommen; in der oberen Reihe mit jungen schraffierten Embryonen in der unteren mit fertigen Embryonen. Endosperm mit aufrechten, Perisperm (Fig. *VIII*) mit liegenden Kreuzen bezeichnet. Makrospore punktiert. *F* Funiculus, *J* Integument, *N* Nucellus, *M* Makrospore, *Mi* Mikropyle, *G* Auswuchs, der in einer Einbiegung der Makrospore liegt, *Hi* Hilus (schwarz), *I* und *VI* atrop, *II* und *VII* anatrop, *III* und *VIII* amphitrop, *IV* und *IX* kampylotrop, *VI* und *X* hemitrop.

In unserer schematischen Fig. 1574, *X* ist ein Samenlängsschnitt gezeichnet, wie er etwa dem von Glaut maritima entspricht[2]), auch bei wirklichen Sympetalen (zu denen die Primulaceen nach des Verf. Ansicht nicht gehören) finden wir einen ähnlichen Samenbau. Die üblichen Definitionen versagen hier. Der Embryo ist gerade — trotzdem ist der Hilus nicht — wie bei einer anatropen Samenanlage (Fig. 1564, *VII*) neben der Mikropyle, sondern von ihr entfernt auf einer Längsseite des Samens. Das ist leicht verständlich, wenn man weiß, daß er aus einer hemitropen Samenanlage hervorgegangen ist (Fig. 1574, *V*), deren Beziehung zur anatropen später zu erörtern sein wird. Besonders aber umfaßt die Bezeichnung „kampylotrop" verschiedenartige (wenn auch durch Übergangsformen verbundene) Typen.

Wenn wir betonen, daß die Bezeichnung der Samenanlagen namentlich auch für das Verständnis des gröberen Baues der Samen wichtig sei,

---

[1]) Es gibt auch Leguminosen, die sich anders verhalten, z. B. Trigonella.

[2]) Die Mikropyle ist in manchen hemitropen Samenanlagen, nicht wie im Schema angenommen wurde, gerade, sondern nach unten gebogen und kann dann dem Hilus auch mehr genähert sein als in Fig. 1574, *X*.

so ist damit nicht gesagt, daß man aus der Gestaltung der Samenanlage vor der Befruchtung unmittelbar die des Samens ableiten könne. Denn nicht selten treten während der Samenentwicklung Gestaltveränderungen ein. Die Samenanlagen der Geraniaceen z. B. sind anatrop, nach der Befruchtung werden sie „kampylotrop“ — die Makrosporen und die ganze Samenanlage erfahren also eine Gestaltveränderung, welche auch für den Embryo maßgebend ist.

Es fragt sich aber, ob alle „kampylotropen“ Samenanlagen sich vom anatropen ableiten. Das ist nicht der Fall, und deshalb erscheint es notwendig, die Samenanlagen mit gekrümmtem Nucellus nicht alle zusammenzufassen, wie dies in der neueren Literatur jetzt allgemein geschieht.

So erfreut sich z. B. eine Abbildung, die (etwa entsprechend Fig. 1574, *IV*) den Typus einer kampylotropen Samenanlage darstellen soll, einer weiten Verbreitung.

Sie findet sich in ENGLER-PRANTL'S „Natürliche Pflanzenfamilien“, in COULTER und CHAMBERLAIN'S „Morphology of Angiosperms“, RENDLE'S Classification of flowering plants u. a. O. Wenn man von dieser kampylotropen Samenanlage ausgeht, und davon die Gestalt des reifen Samens abzuleiten versucht, so wird man zwar verstehen können, weshalb bei einer Bohne der „Nabel“ vorn in der Mitte einer Schmalseite liegt (Fig. 1574, *IX*) aber nicht, wie es kommt, daß er bei einer Capsella oder Atriplex (Fig. 1580) an der schmalen Basis des Samens sich befindet. Auch läßt uns diese Bezeichnung darüber im Unklaren, womit es zusammenhängt, daß bei einem Phaseolus die Kotyledonen gerade sind, das Hypokotyl umgebogen, während bei einer Atriplex der ganze Embryo bogenförmig gekrümmt ist. Es scheint mir aus diesen praktischen Gründen notwendig, die kampylotropen Samenanlagen in Gruppen zu zerlegen, wie dies auch in der älteren Literatur schon mehrfach geschehen ist.

Daß gerade sie dem Verständnis besondere Schwierigkeiten bieten sei an einem Beispiel erörtert.

Physostigma venenosum (Fig. 1591, *9*) besitzt Samen von etwa 3 cm Länge mit einer geraden und einer konvexen Seite. Auf letzterer findet sich eine Furche bzw. Rinne. Diese Furche ist der Nabel (Hilus), der — ebenso wie einst der Funiculus [1]) — nur stark einseitig verbreitert ist, was eine ausgiebige Stoffzufuhr zur reifenden Samenanlage gestattet und bei anderen Leguminosen in geringerer Ausdehnung sich auch findet. Einige Autoren aber verwechseln die „Nabelspalte“ mit der Raphe und meinen, der Nabel (der über 3 cm lang wird) trete „nicht besonders hervor“. Man kann aber deutlich am Einen Ende der Furche die Mikropyle, am andern die Chalaza sehen. Es ist hier die Anheftungsstelle der Samenanlage nur ungewöhnlich ausgedehnt. Auch sonst ist die Terminologie für die Samenanlagen nicht immer im Einklang mit den Tatsachen.

Das zeigt sich z. B. in der Zähigkeit, mit der ein alter, längst berichtigter Irrtum auch in den neuesten Lehrbüchern usw. beibehalten wird, „die . . . noch am reifen Samen kenntliche Verwachsungsstelle von Funiculus und äußerem Integument heißt die Samennaht oder Raphe“. Diese Definition war gerechtfertigt, solange man die Entwicklungsgeschichte der anatropen Samenanlagen noch nicht kannte, sondern einfach konstruierte. Sie hat aber längst alle Berechtigung verloren.

Verfolgen wir kurz die Gestaltungsveränderungen, die im Verlauf der Entwicklung einer anatropen Samenanlage eintreten. Als Beispiel mag

---

[1]) Dessen Reste findet man vielfach noch in der Nabelfurche.

mag Hydrocleis benutzt werden (Fig. 1576) obwohl deren Samenanlagen später nicht anatrop bleiben.

Die junge Samenanlage ist ursprünglich ein gerader, später sich einkrümmender Zellkörper, an dessen Spitze sich der Nucellus (N) ausbildet. Darunter wachsen die beiden Integumente hervor — meist das innere (Ji) vor dem äußeren (Ja). Dadurch wird der untere Teil der Samenanlage der „Funiculus“, von dem oberen auch äußerlich abgetrennt. Frühzeitig tritt und zwar an einer Stelle, welche den Ansatz des Integuments (bzw. des unteren von zweien) mit umfaßt, eine Krümmung des Funiculus ein, welche bedingt, daß die Spitze des Nucellus eine Drehung um 180° ausführt, so daß sie neben den Funiculus zu liegen kommt. Diese Krümmung ist zugleich die Ursache dafür, daß auf der Konkavseite, also der, an welcher der Nucellus dem Integument später anliegt, eine Hemmung der Integumentbildung eintritt. Die Integumente gliedern sich hier nicht oder unvollständig (nur gegen die Mikropylarregion hin) von dem Funiculus ab. Die alte Botanik nahm an, sie seien hier mit dem Funiculus verwachsen und bezeichnete diese „Verwachsungsstelle“ als Naht oder Raphe. Dieser Namen hat bis in die neueste Zeit nachgewirkt — auch jetzt noch sprechen die Lehrbücher von einer Verwachsung des bezüglich der Integumente mit dem Funiculus — obwohl gar nichts anderes vorliegt, als die vielfach auch sonst bei gekrümmten Organen nachweisbare Erscheinung, daß die konvexe Seite eine Förderung, die konkave eine Minderung erfährt. Wenn, wie das zuweilen z. B. bei Berberis vorkommt, sonst anatrope Samenanlagen atrop sich weiter entwickeln, so verschwindet mit der Krümmung auch die einseitige Hemmung der Integumententwicklung. Übrigens sind die Krümmungen, die wie die soeben erwähnte, in der Integumentregion erfolgen, zu unterscheiden von denen, die nur im Funiculus auftreten. Wir wollen diese als Biegungen bezeichnen. Sie treten bei manchen Samenanlagen, z. B. denen von Statice sehr auffallend hervor.

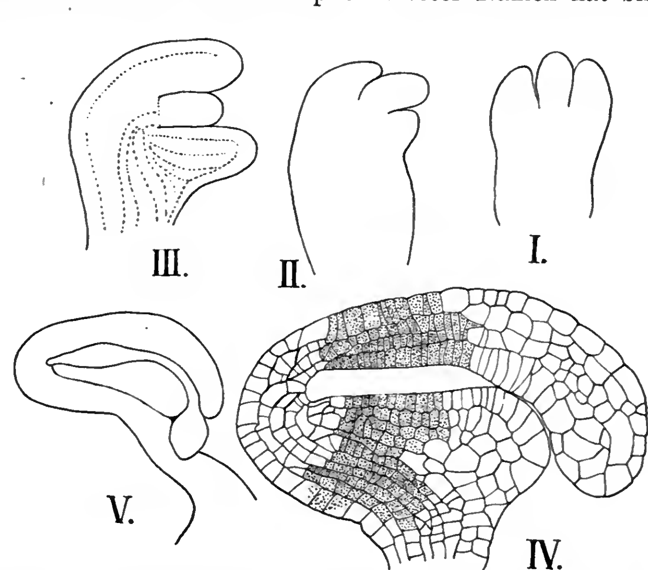


Fig. 1575. Entwicklung der Samenanlage von Torenia asiatica im Längsschnitt, *V* schwächer, *IV* stärker vergr. als *I—III*. In *IV* ist der Nucellus nicht gezeichnet. Die punktierte Region ist die Wachstumszone, welche quer durch Integument, Nucellus und Funiculus geht. In *V* hängt das Makrosporenende aus der Mikropyle heraus.

Als Beispiel einer hemitropen Samenanlage sei die von Torenia asiatica (Fig. 1575) angeführt. Es ist nur Ein Integument vorhanden. In *I* ist die Samenanlage noch atrop. Dann erfolgt eine Drehung des Nucellus

und Integuments, aber nur um etwa 90°. Dann setzt ein eigenartiger, bisher, wie es scheint, ganz unbeachtet gebliebener Wachstumsvorgang ein. Es treten nämlich in einer mittleren Region der Samenanlage (in Fig. 1575, *IV*, schraffiert) Zellteilungen auf, die bedingen, daß hier (durch Zellvermehrung und Streckung) eine Volumzunahme eintritt. Die Samenanlage wächst sozusagen über die Ansatzstelle hinaus (wie die Blattfläche eines schildförmigen Blattes über den Blattstiel) und wird annähernd schildförmig, d. h. setzt sich fast quer an den Funiculus an. Das kann später durch das Wachstum des Funiculus noch etwas verändert werden. Aber typisch für die hemitropen Samenanlagen ist, daß sie nur um 90° gedreht[1]) und annähernd quer zum Funiculus ausgewachsen sind.

Das muß auch im Auge behalten werden, wenn man zu einer „natürlicheren Einteilung der als kampylotrop bezeichneten Samenanlagen gelangen will.

Daß darunter Samenanlagen zusammengefaßt sind, deren Gestaltung auf verschiedenen Wegen zustandegekommen ist, wurde oben schon betont.

Wir können zwei Typen unterscheiden. In dem einen ist die Makrospore und demzufolge später auch der Embryo annähernd in der Mitte gekrümmt (Fig. 1574, *III* u. *VIII*). Bei der andern ist der der „Chalaza" zugekehrte Teil der Makrosporen gerade geblieben, der der Mikropyle zugerichtete abgebogen (Fig. 1574, *IV* u. *IX*). Ersterer sei als amphitrop (zweiseitig gekrümmt), letzterer als kampylotrop (einseitig gekrümmt) bezeichnet. Daß eine scharfe Trennung nicht möglich ist, braucht kaum wiederholt zu werden — es genügen geringe Änderungen in der Lage der wachsenden Regionen oder der Wachstumsintensität, um hier wie in anderen Fällen von derselben Ausgangsform aus erhebliche Abänderungen zuwege zu bringen.

Wenn die Makrospore sich krümmt, so finden wir an der konkaven Seite der Krümmung einen Zellkörper (*G*, Fig. 1574, *III*, *IV*), welcher verschiedenen Ursprung und verschiedene weitere Schicksale aufweist. Er kann bald vom Nucellus, bald von den Integumenten (bzw. dem Funiculus) ausgehen, bald als Perisperm im Samen Reservestoffe speichern (Fig. 1574, *VIII*), bald schon während der Samenentwicklung zusammengedrückt werden (Fig. 1577, *II*). Es soll nachgewiesen werden, daß seine Bildung sich (nur nicht in Ein-, sondern in Mehr-

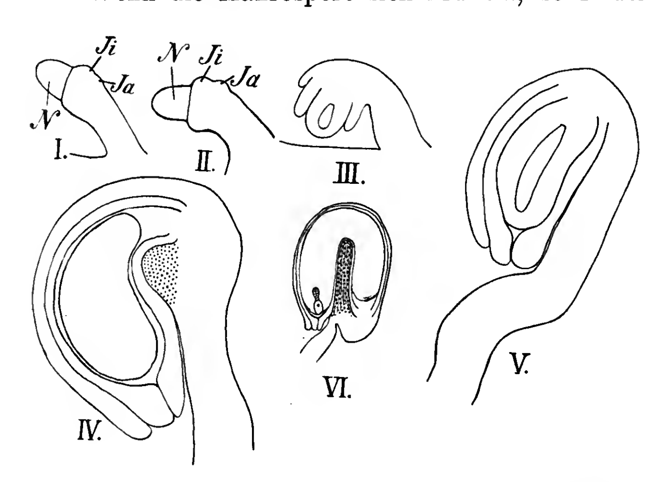


Fig. 1576. Entwicklung der Samenanlagen von Hydrocleis nymphaeoides. *N* Nucellus, *Ji* Anlage des inneren, *Ja* des äußeren Integumentes.

[1]) Dabei sei bemerkt, daß im Grunde der Krümmung im Verlauf der Entwicklung Schwankungen vorkommen.

zahl) wiederholt bei dem Vorgang der „Rumination", wodurch dieser aus der Vereinzelung, in welcher er bisher sich befand, befreit wird.

Die Entwicklung der Samenanlage von Hydrocleis wurde oben verfolgt bis zu deren anatropem Stadium (Fig. 1576, *V*). Der Nucellus ist dann noch gerade. Nun aber beginnt vom Funiculus her ein Zellkörper (punktiert in Fig. 1576, *IV*) sich gegen die Makrospore hin hervorzuwölben. Diese krümmt sich, anfangs schwach, dann stärker. Namentlich wächst der ursprünglich kürzere, der Chalaza zugewandte Schenkel des Nucellus (und der Makrospore) rasch heran. Die Makrospore erhält eine bogenförmige Krümmung (Fig. 1576, *VI*). Der Zellkörper stellt sich annähernd in die Längsachse des Funiculus (Fig. 1574, *VIII*, Fig. 1577, *I*). Er wird bei der Samenreife bei Alisma (Fig. 1577, *II*) ganz zusammengedrückt. Bei Hydrocleis (Fig. 1576, *III*) ist er zwar noch erhalten, aber offenbar nicht mehr von Bedeutung, während er bei den Curvembryonaten meist zur Ablagerung von Reservestoffen benutzt wird (Fig. 1578—1580). Die Abbildungen 1578—1580 zeigen die Entwicklung, welche die Samenanlagen von Atriplex nach der Befruchtung erfahren. In Fig. 1578 ist der Nucellus gekrümmt, die Makrospore aber noch gerade. Doch ist schon an ihrem hinteren Ende das Zellgewebe, welches von ihr verdrängt werden wird, an seinen gequollenen Zellwänden und anderen Merkmalen kenntlich. Aber die stärkste Krümmung erfolgt erst nach der Befruchtung. Das auf der Konkavseite der Makrospore befindliche Nucellusgewebe zeigt lebhafte Teilungen und wird zu einem umfangreichen Gewebekörper, welcher Reservestoffe ablagert. Der hufeisenförmig gekrümmte Embryo liegt diesem Perisperm von außen an (Fig. 1580).

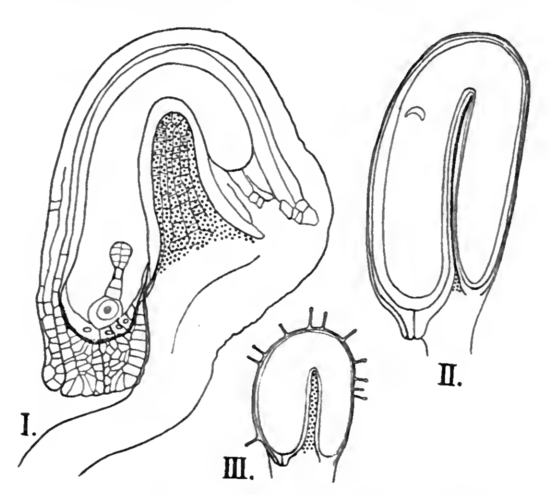


Fig. 1577. *I* und *II* Alisma Plantago, Längsschnitte durch Samenanlagen und Embryonen, *II* reifer Samen, *III* Längsschnitt durch einen Samen von Hydrocleis.

Das Auswachsen dieses Gewebekörpers erfolgt auch sonst vielfach, wie wir bei Atriplex sahen, nach der Befruchtung. Das ist auch anderwärts zu beobachten. Bei den Geraniaceen z. B. bei Erodium gruinum sind, wie Hofmeister angibt, die Samenanlagen vor der Befruchtung anatrop. Erst nachher werden sie amphitrop — es wächst ein Auswuchs des inneren Integumentes in die Konkavkrümmung der Makrospore hinein.

Ähnlich wie bei Atriplex verläuft die Entwicklung bei anderen „Curvembryonaten". Bei Opuntia z. B. ist zur Blütezeit die Makrospore noch gerade, auch bei den Alsineen [1]) nur schwach nach der Mikropyle zu gekrümmt, wodurch, da auch die Mikropyle nach abwärts gerichtet ist, eine fast kampylotrope Samenanlage zustande kommt. Erst nach der Befruchtung erhält die

[1]) L. S. Gibbs, Notes on the development and structure of the seed in the Alsinoideae. Ann. of Botany, Vol. XXI (1907), p. 28.

Makrospore, die sich nach der „Chalaza" hin ausdehnt, ihre amphitrope Krümmung. Das auf der Konkavseite liegende Gewebe gehört hier dem Nucellus an.

Fig. 1581 erläutert die Entwicklung der Samenanlage von Capsella bursa pastoris. Sie ist zunächst atrop (I), dann wächst die eine in der Abbildung nach links gekehrte Seite stärker als die andere — es entsteht dabei in der Chalazagegend eine Hervorragung. Dann erfolgt auch eine Krümmung des Nucellus und das „Hereinwachsen" des Gewebekörpers in den Nucellus. Der erstere gehört hier vorzugsweise den Integumenten

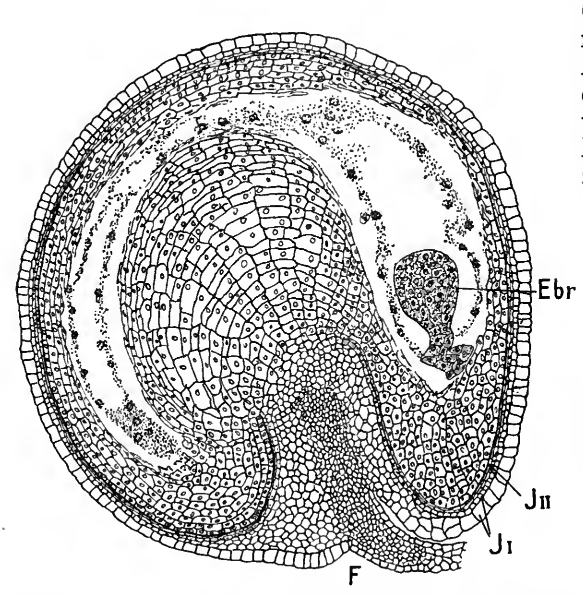


Fig. 1579. Längsschnitt einer amphitropen Samenanlage von Atriplex hortensis nach Fr. Cohn (Mikropyle nicht getroffen). J_1 äußeres, J_{11} inneres Integument, *Ebr* Embryo. Man sieht wie eine über die Ansatzstelle des Funiculus *F* fallende Nucellarwucherung in die Makrospore hineinragt.

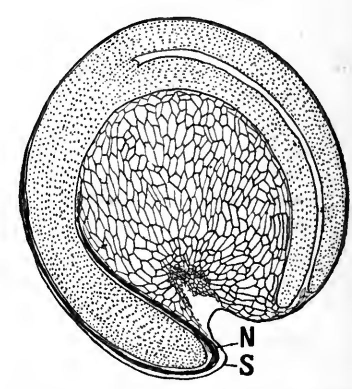


Fig. 1580. Längsschnitt eines reifen Samens von Atriplex hortensis nach Fr. Cohn. Unterhalb des gebogenen Embryos Perisperm, *N* Rest des Nucellus, *S* Samenschale.

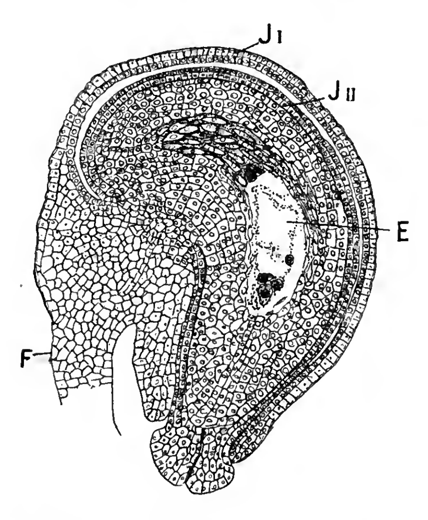


Fig. 1578. Längsschnitt einer unbefruchteten Samenanlage von Atriplex hortensis nach Fr. Cohn. *F* Funiculus, J_1 und J_{11} die beiden Integumente. *E* Makrospore noch nicht gekrümmt.

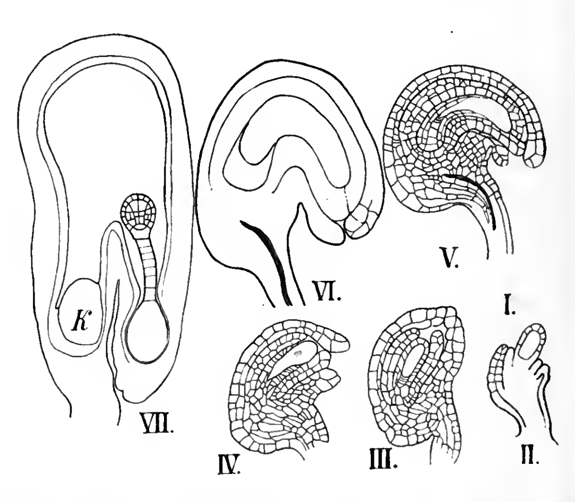


Fig. 1581. Capsella bursa pastoris. Entwicklung der Samenanlagen im Längsschnitt (in *III* das „Exostom" nicht median getroffen. In *VII* Embryo, *K* der basale mit Reservestoffen (die nachher von der Makrospore verzehrt werden) gefüllte Teil des Nucellus.

an. Später erfolgt, wie der Vergleich von Fig. VI und Fig. VII zeigt, hauptsächlich unter dem Scheitel der Krümmung der Samenanlage ein stärkeres Wachstum des Nucellus, so daß hier der Innenraum der Makrosporen viel höher wird, als rechts und links.

Das Zustandekommen kampylotroper Samenanlagen mag bei Papilionaceen geschildert werden. Bei Vicia Faba (Fig. 1582) zeigte sich, daß die Samenanlagen zunächst fast anatrop waren. Dann traten zwei Veränderungen ein. Einerseits ein stärkeres Wachstum des der Mikropyle zugekehrten Teiles des Funiculus, wodurch die Samenanlage in eine hemitrope Lage zurückgedreht wird.

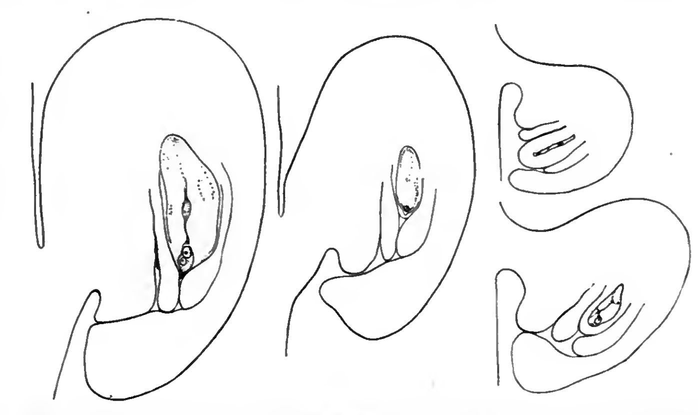


Fig. 1582. Vicia Faba, Samenanlagen im Längsschnitt. Die ältesten sind hemitrop geworden, die jüngste ist anatrop. Der anatrope Teil des äußeren Integuments verdickt sich stark.

Eine solche Lagenänderung im Verlauf der Entwicklung wurde auch sonst beobachtet. Sodann wuchs die Samenanlage in schiefer Richtung zum Funiculus in der Längsachse der Frucht noch in die Länge und erreicht so hemitrope Ausbildung nur auf etwas anderem Wege, als dem oben für Torenia geschilderten. Es wirken dabei zwei Wachstumsvorgänge zusammen: einerseits eine Verlängerung des der Mikropyle zugekehrten Teiles des Funiculus und dann das Wachstum der Samenanlage selbst.

Wir sehen also, daß hemitrope Samenanlagen auf verschiedene Weise zustandekommen können: einmal wie z. B. bei Torenia — dadurch, daß die Krümmung nur bis zur Hälfte der zur Anatropie führenden ausgeführt wird, sodann durch Zurückbiegen aus der fast schon erreichten Umbiegung um 180°. Aber auch im letzteren Falle wird die hemitrope Ausbildung jetzt weitergeführt und wir können sagen, daß die kampylotropen Samenanlagen nicht wie die amphitropen unmittelbar von der anatropen Gestaltung aus eine Einbiegung des Nucellus erfahren, sondern von der hemitropen.

Die weitere Änderung ist die, daß das äußere Integument mit seinem verdickten Rande sich nach dem Funiculus hin biegt, während das innere seine Lage noch beibehällt, so daß „Exostom“ und Endostom einen Winkel von 90° miteinander machen. Erst später erfährt auch der Nucellus eine Einkrümmung, und zwar nahe seinem vorderen Teile, während der hintere fast gerade bleibt. Es ist diese Krümmung also eine einseitige, nicht wie bei den amphitropen Samenanlagen eine doppelseitige. Der Krümmungsscheitel liegt nicht wie bei den amphitropen Samenanlagen dem Hilus annähernd gegenüber, sondern seitlich davon.

Im vorstehenden wurden kurz einige der ungemein mannigfaltigen Wachstumsvorgänge geschildert, die sich in den Samenanlagen abspielen. Wodurch sie bedingt sind ist ganz unbekannt, wir können bis jetzt nur verfolgen, wie die Wachstumsvorgänge erfolgen.

Wir werden uns zunächst darauf beschränken müssen, zu sagen, daß man die atropen Samenanlagen als radiäre Gebilde bezeichnen kann.

Die hemitropen, kampylotropen und amphitropen sind dorsiventral, einzelne Samenanlagen, wie z. B. die von Acanthus auch asymmetrisch. Dorsiventrale und asymmetrische Ausbildung trafen wir auch an den Sporangien mancher Pteridophyten an. Wir können nur vermuten, daß sie ihnen von den Pflanzenteilen, an denen sie stehen, sozusagen aufgeprägt wird. Ähnlich wird es wohl auch bei den Samenanlagen der Angiospermen sein. Auch bei ihnen liegt die Frage nahe, ob der äußeren Gestaltung eine funktionelle Bedeutung zukomme.

§ 2. Vorkommen der verschiedenen Formen von Samenanlagen.

Zunächst sei die Häufigkeit der verschiedenen Formen kurz erwähnt [1]).

Verhältnismäßig selten sind die atropen, die wir als die einfachsten und wohl ursprünglichsten bezeichnen können.

Sie finden sich bei Dikotylen z. B. bei Polygonaceen (Fig. 1583) Urticaceen, Cistaceen (aber nicht bei allen!).

Bei Monokotylen bei einigen Araceen, Commelinaceen, Restiaceen. Aber es gibt wohl keine Familie, die nur atrope Samenanlagen aufweist. Während z. B. die meisten Commelinaceen solche besitzen, hat Tinnantia fugax die in Fig. 1584 abgebildeten. Sie zeigen uns besonders deutlich den Unterschied in den Symmetrieverhältnissen. Die atropen Samenanlagen haben wir als radiär betrachtet. Die von Tinnantia fugax sind deutlich dorsiventral. Damit hängt auch ihre hemitrope Ausbildung zusammen. Diese muß nicht zu einer Krümmung führen, die atropen Samenanlagen von Philodendron Imbe z. B. sind einseitig an der Basis stärker verdickt aber

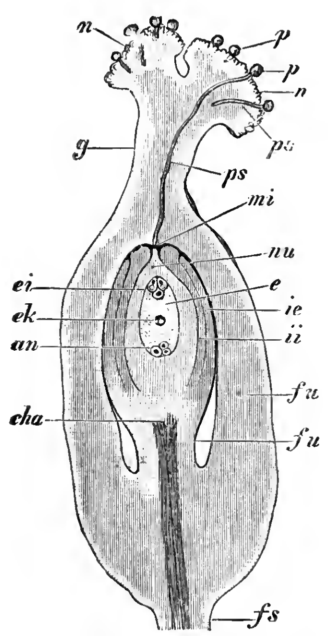


Fig. 1583. Längsschnitt durch einen Fruchtknoten von Polygonum convolvulus. *N* Narbe (mit keimenden Mikrosporen *p*). *G* Griffel, *ps* längster Pollenschlauch. Im Fruchtknoten, eine atrope Samenanlage, *cha* Chalaza, *nu* Nucellus, *ei* Eiapparat, an Antipoden, *ek* sekundärer Embryosackkern. *fu* Funiculus. (Nach Schenck.)

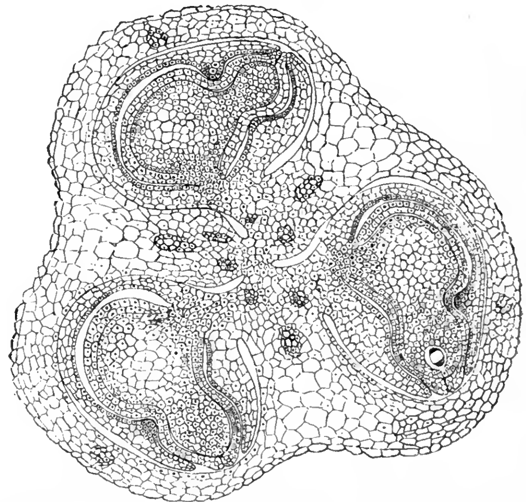


Fig. 1584. Querschnitt durch den Fruchtknoten der Commelinacee Tinantia fugax nach Clark.

[1]) Vgl. namentlich: E. Warming, Observations sur la valeur systématique de l'ovule.

nicht gekrümmt[1]), aber meist sind dorsiventrale Samenanlagen gekrümmt. Dahin gehören auch alle anatropen, kampylotropen und amphitropen.

Am verbreitesten sind die anatropen Samenanlagen, sie finden sich bei Dikotylen wie bei Monokotylen, aber wenn Warming sagt, es sei das der einzige Typus, der bei den sympetalen Dikotylen vorkomme, so ist das nur haltbar, wenn man die hemitropen Samenanlagen zu den anatropen hinzurechnet (was ich nicht für zweckmäßig halten kann) und auch die Krümmungen des Nucellus, wie wir sie z. B. bei Solaneen antreffen, nicht berücksichtigt.

Amphitrope und kampylotrope Samenanlagen sind z. B. für die Gruppe der Curvembryonaten charakteristisch (Phytolaccaceen, Portulacacaceen, Caryopyllaceen, Aizoaaceen, Kakteen usw.) findet sich aber auch andererseits z. B. bei Cruciferen, Alismaceen u. a.

Wir bezeichneten oben die atropen Samenanlagen als die ursprünglicheren, von denen sich die gekrümmten ableiten lassen, womit ja auch die Entwicklungsgeschichte der letzteren übereinstimmt. Wenn also (auch den Gymnospermen gegenüber) erhebliche Veränderungen in der Gestalt der Samenanlagen stattgefunden haben, so fragt es sich, ob diese Veränderungen in Beziehung stehen zu den „Aufgaben“ der Samenanlagen, ob sie also betrachtet werden können als durch „Anpassung“ entstanden. Es wird dabei in Betracht kommen einerseits die Beziehung zu den Pollenschläuchen, dann die Ernährung der heranwachsenden Makrosporen sowie die Gestalt und Größe des Embryos im Samen und namentlich in Schließfrüchten, die Lage des Wurzelendes.

Freilich können diese Beziehungen eigentlich nur geprüft werden, wenn man auch die Lage der Samenanlage innerhalb des Fruchtknotens nicht nur ihre eigene Gestalt berücksichtigt. Es sei deshalb zunächst nur auf die beiden ersten Fragen hingewiesen.

Es ist einleuchtend, daß der Eiapparat einer atropen Samenanlage (wenn sie nicht etwa wie die von Polygonum (Fig. 1583) ihre Mikropyle unmittelbar neben den Griffelkanal einstellt) für die Pollenschläuche weniger leicht erreichbar ist[2]), als die einer anatropen, kampylotropen usw., deren Mikropyle unter dem Funiculus liegt. Nach letzterem hin pflegt das Leitungsgewebe für Pollenschläuche zu verlaufen und auch der der Mikropyle zugekehrte Teil des Funiculus ist häufig mit Leitungsgewebe versehen.

Bei einer kampylotropen und amphitropen Samenanlage ist die Makrospore mit den sie umgebenden Zellen in weiterer Ausdehnung in Berührung, als in einer gleichlangen geraden. Wir trafen Krümmungen sporogenen Gewebes auch in Mikrosporangien und in den Sporangien von Pteridophyten. Es ist dadurch die Stoffzufuhr zur Makrospore erleichtert. Wir werden analoge Erscheinungen bei den Samen mit „ruminierten Endosperm“ antreffen.

Eine Krümmung des Embryos aber ermöglicht ihm die Erreichung einer größeren Länge innerhalb eines Samens von bestimmter Ausdehnung als wenn er gerade wäre.

Mindeskrift i anledning of hunder aaret for J. Steenstrups fødsel Kopenhagen 1914. Dort weitere Literatur.

[1]) Ähnlich dem in Fig. 1581, *III* abgebildeten Entwicklungszustand der Samenanlagen von Capsella.

[2]) Bei Cryptocoryne (und wohl auch anderen Araceen), in deren Fruchtknoten mehrere atrope Samenanlagen sich befinden, ist der ganze Innenraum zwischen diesen von gewundenen aus der Placenta entspringenden Haaren ausgefüllt, die wohl durch schleimige Membranen das Leitgewebe ersetzen.

§ 3. Lage der Samenanlagen.

Freilich genügen solche Nützlichkeitserwägungen durchaus nicht, um die Mannigfaltigkeit der Gestaltung der Samenanlagen verständlich zu machen. Denn — selbst wenn wir sie gelten lassen — niemand hat bis jetzt die verschiedene Lage der Samenanlagen im Fruchtknoten die apotrope, epitrope usw., die Tatsache, daß die einen hängend, die anderen aufrecht sind usw., als funktionell bedingt erweisen können.

Es sind auch hier wieder die beiden Fragen nach den „Bezügen", also: wodurch wird die Richtung der Samenanlagen bedingt und in welcher Beziehung steht sie zu ihren Funktionen?

In ersterer Hinsicht können entweder innere oder äußere Einwirkungen in Betracht kommen. Wenn z. B. in einer Euphorbiablüte (Fig. 1585) die Samenanlage von Anfang an mit der Spitze noch oben gekehrt ist und diese Lage durch Krümmung des Funiculus nach unten hin beibehält, so könnte man an eine geotropische Reaktion denken. Diese ist aber ebensowenig wahrscheinlich, wie die Annahme, daß die Lage der Samenanlage durch Raumverhältnisse innerhalb des Fruchtknotens bestimmt sei. Wenn alle Mikropylen nach oben gekehrt wären, würde man das als eine „Anpassung" auffassen, da der Weg für die Pollenschläuche bei dieser Lage abgekürzt ist. Aber viele sind nach unten gerichtet.

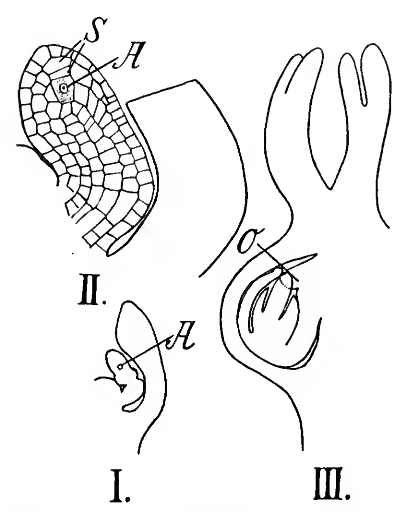


Fig. 1585. *I* Längsschnitt durch den Fruchtknoten einer Blüte von Euphorbia Gerardiana. Der Nucellus der Samenanlage ist schief nach oben gerichtet, darunter die Anlagen der beiden Integumente. *II* Euphorbia helioscopia. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage vor Anlegung der Integumente. *S* Schichtzellen, *A* Archespor. *III* Längsschnitt durch eine ältere Blüte, *O* Obturator.

Außerdem darf man natürlich nicht vergessen, daß die Lage der Mikropyle nicht nur für die Befruchtung von Bedeutung ist, sondern daß durch sie auch die Lage des Wurzelendes des Embryos gegeben ist (vgl. Fig. 1574). Es wäre möglich, daß z. B. in Schließfrüchten bestimmte Stellen des Perikarps für die Wasseraufnahme bei der Keimung und das Durchbrechen des Embryos günstigere sind [1]), als andere und daß diesen Stellen das Würzelchen zugekehrt ist. Wir hätten dann eine Beziehung zwischen der Lage der Mikropyle und der Keimung. Diese Lage kann zustandekommen durch Wachstumsvorgänge in der Samenanlage selbst oder durch solche im Fruchtknoten.

Als Beispiel dafür, daß die Samenanlagen auch ohne Mitwirkung des Funiculus Lagenveränderungen des Nucellus ausführen können, seien einige Gräser angeführt.

Fig. 1586 zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten von Hordeum vulgare. Die Samenanlage kehrt ihre Spitze schief nach oben. Sie wird später auf die Innenwand des Fruchtknotens „verschoben", steht in Fig. 1586, *III* horizontal und richtet später durch stärkeres Wachstum ihrer der Anheftungsstelle abgekehrten Seite die Mikropyle

---

[1]) Ähnlich wie am Samen selbst die Mikropyle.

nach unten, also ähnlich wie das bei einer anatropen oder kampylotropen Samenanlage der Fall ist. Das Beispiel wurde auch angeführt, weil es deutlich zeigt, daß der Fruchtknoten die ganze Spitze der Blütenmasse aufbraucht, aber die Samenanlage nicht „axial“ entsteht [1]), sondern der Verwachsungsstelle zweier Fruchtblätter angehört. Manche Gräser, z. B. Zea, besitzen übrigens einen Funiculus. Bei diesen ist die Samenanlage nicht auf die Innenseite des Fruchtknotens verschoben. Es kommt also (bildlich gesprochen) in diesem Falle den Pflanzen darauf an, die Mikropyle im Fruchtknoten nach unten zu kehren, das kann aber auf verschiedene Weise erfolgen. Wenn der unterste Teil (der Boden) des Perikarps für den Durchtritt der Keimlingswurzel die geeignetste Stelle ist, dann würden wir für die Lage der Mikropyle „Bezüge“ gefunden haben. Indes scheint, soweit dem Verf. bekannt, niemand diese Frage gestellt zu haben.

Wahrscheinlich werden solche „Bezüge“ sich indes in manchen Fällen nachweisen lassen. Aber es ist nicht wahrscheinlich, daß sie genügen um die Mannigfaltigkeit in der Lage der Samenanlagen (die hier nur kurz angedeutet wurde) zu „erklären“.

Fig. 1586. (Halbschematisch.) Lagenveränderung während der Entwicklung der Samenanlagen von Hordeum vulgare. Die Pfeile geben die Längsrichtung des Nucellus an.

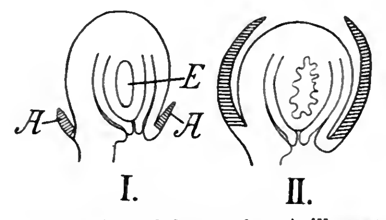


Fig. 1587. Schema für Arillusentwicklung und Rumination bei Myristica. *I* Jüngere Samenanlage im Längsschnitt, die noch kleine Anlage des Arillus schraffiert. Die Makrospore (*E* noch ohne Faltung). *II* Ältere Samenanlage im Längsschnitt, Arillus stark gewachsen, Makrospore durch Nucellarwucherungen eingebuchtet.

Diese Mannigfaltigkeit hat also derzeit mehr systematisches als organographisches Interesse.

§ 4. **Rumination** [2]).

Bei den amphitropen und kampylotropen Samenanlagen nahmen wir an daß die Nährstoffzufuhr zur Makrospore begünstigt wird durch die Oberflächenvergrößerung, welche die Makrospore erfährt. Eine solche Oberflächenvergrößerung kann auch auf andere Weise stattfinden. Für

[1]) Wie vielfach angenommen wurde.

[2]) Vgl. Voigt, Unters. über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminiertem Endosperm. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg VII (1888). Osenbrüg, Über die Entw. des Samens der Areca Catechu und die Bedeutung der Rumination. Diss. Marburg 1894.

manche Samen, z. B. die der Anonaceen, Myristicaceen, mancher Palmen (wie Areca Catechu u. a.) ist charakteristisch, daß sie ein „ruminiertes“ Endosperm besitzen (Fig. 1589, *3*, *5*), d. h., daß von außen her faltenförmige Vorsprünge in das Endosperm vordringen, welche diesem um so mehr ein eigenartiges Aussehen verleihen, als diese Vorsprünge meist dunkler gefärbt sind, als das Endosperm und vielfach auch durch die in ihm enthaltenen Sekrete von letzterem sich unterscheiden. Sie können auf verschiedene Weise entstehen. Bei Myristica und Areca Catechu gehen sie aus dem Nucellus hervor (Fig. 1588) — die Integumente sind nicht daran beteiligt. Es ist aber meiner Ansicht nach nicht richtig, wenn man namentlich in der pharmakognostischen Literatur diese Falten als „Perispermfalten“ bezeichnet. Perisperm ist ein außerhalb der Makrospore befindliches Gewebe, in welchem Reservestoffe abgelagert werden. In diesen „Perispermfalten“ sind aber bei Myristica keine Reservestoffe abgelagert, sondern sie bestehen fast ausschließlich aus Zellen, welche ätherisches Öl führen — also ein Nebenprodukt des Stoffwechsels, das den Samen höchstwahrscheinlich als „Schutzstoff“ gegen Tierfraß dient. Ich vermute, daß während der Samenentwicklung die Nucellarfalten der Stoffzufuhr zur Makrospore dienen — vielleicht auch der Wasserabfuhr beim Reifen der Samen. Sie entstehen, wie Fig. 1588 zeigt, durch eine gesteigerte Zellbildung in dem der Makrospore angrenzenden Teil des Nucellargewebes. Dagegen hat bei den Anonaceen das äußere Integument den Hauptanteil am Entstehen der Rumination. Das zunächst sich gleichfalls vorwölbende dünne innere Integument wird später zerstört. Daß auch bei den Samen mit einer einzigen Furche, wie z. B. den Grassamen dieser Einstülpung eine ähnliche biologische Bedeutung zukommt, wie sie oben für die jungen Einstülpungen bei Myristica u. a., und ebenso für die amphitropen Samenanlagen der Cruciferen u. a. angenommen wurde, ist wahrscheinlich. Aber die Einstülpungen verhalten sich verschieden — sie können, wie wir bei Hydrocleis und Alisma sahen, schon im Lauf der Samenentwicklung zusammengedrückt werden, oder sie bleiben auch im reifen Samen erhalten und werden dann vielfach zur Ablagerung von „Schutzstoffen“ benützt. Die „Rumination“ ist also nur ein Einzelfall unter den verschiedenen Vorgängen, die zu einer Oberflächenvergrößerung der Makrospore führen.

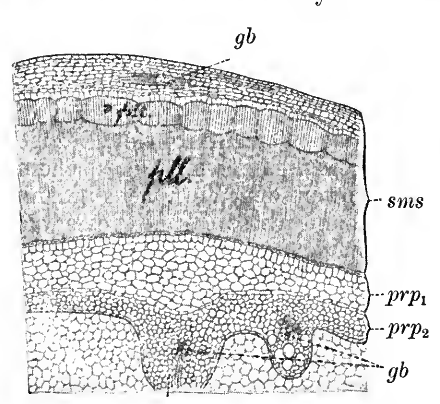


Fig. 1588. Querschnitt durch die Samenschale (*sms*) und den angrenzenden Teil eines halbreifen Samens von Myristica moschata nach TSCHIRCH und ÖSTERLE. prp_1 äußeres, prp_2 inneres Nucellusgewebe, *gb* Leitbündel.

§ 5. Nucellus und Integumente.

Die Mannigfaltigkeit der Gestaltung der Samenanlagen erstreckt sich auch auf die Zahl der Integumente und das Verhältnis von Nucellus zu Integumenten.

a) Am verbreitetsten sind Samenanlagen mit zwei Integumenten. Auf die Entwicklung der Integumente wurde oben schon, bei Besprechung der anatropen Samenanlagen kurz hingewiesen. Zusammenfassend sei folgendes bemerkt:

Fig. 1589. Querschnitt durch die Frucht von Fagus silvatica, kein Endosperm, wellig gebogene Kotyledonen, *2* dergl. von Fagopyrum escueantum, Kotyledonen gebogen im Endosperm. *3* Längsschnitt eines Samens von Asimina triloba mit „ruminiertem" Endosperm, *k* Embryo, *5* Querschnitt durch einen Samen von Myristica fragrans, außen hängen die quergeschnittenen Auszweigungen des Arillus an. *4* Längsschnitt eines Samens von Agrostemma Githago, *p* Perisperm. *6* Polygonum lapatrifolium, Fruchtlängsschnitt, *n* Endosperm. *14* Embryo von Bunias Githago. *15* Embryo von Salsola Kali (zum Teil auseinander gebogen). (Nach Beck v. Manogette.)

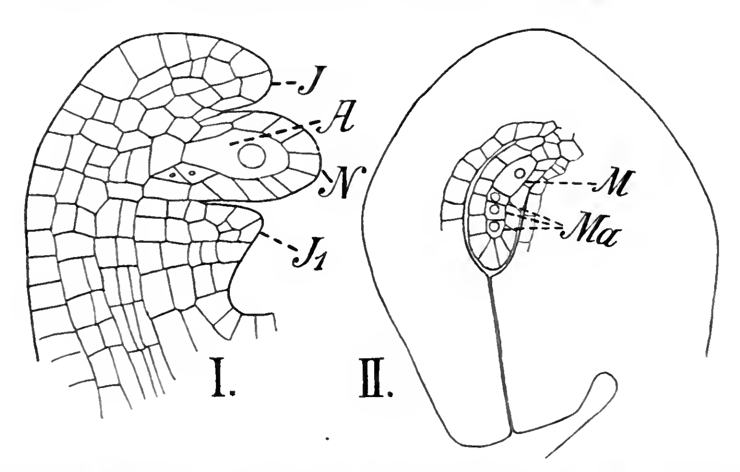


Fig. 1590. *I* Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Hyoscyamus albus. Der Nucellus hat eine Drehung um 90° erfahren. Er ist durch den auf der Konvexseite stehenden Teil des Integumentes *J* zur Seite gedrängt. Der auf der Konkavseite stehende Teil des Integumentes J_1 ist nur wenig entwickelt. Wenn die Samenanlage in diesem Stadium vergrünen würde, entstünde ein Bild ähnlich dem in Fig. 336. *II* Längsschnitt durch eine ältere Samenanlage. Das Archespor ist geteilt in vier Tochterzellen (Tetradenbildung), *M* wird zur Makrospore, drei Zellen *Ma* verkümmern.

1. Die Integumente entstehen stets als seitliche Aussprossungen an der Samenanlage, unterhalb des Nucellus, welcher terminal angelegt wird, auch da, wo dies in späteren Stadien wegen der massigen Entwicklung des Integuments scheinbar nicht der Fall ist (wie bei vielen Sympetalen, deren Samenanlagen ein massiges Integument und einen dünnen Nucellus haben) (vgl. z. B. Fig. 1590).

2. Bei atropen Samenanlagen entstehen die Integumente als Ringwall, bei anatropen und kampylotropen Samenanlagen ist die Entwicklung des Integuments (wenn nur eines vorhanden ist) auf der dem Funiculus zugekehrten Seite meist gehemmt, oder es bildet sich nur der zur Mikropyle verwendete Teil des Integuments aus.

3. Wo zwei Integumente entstehen, bildet sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zuerst das innere, dann das äußere (Ausnahme z. B. bei Euphorbia), bei anatropen Samenanlagen zeigt dann das äußere Integument die eben erwähnte Hemmung (resp. Nichtentwicklung auf der Funikularseite).

4. Bei kleinen Samenanlagen gehen die Integumente aus der äußersten Zellschicht hervor, bei massigerem Aufbau der Integumente beteiligen sich auch tiefere Zellenlagen.

5. Die Zahl der Integumente ist im allgemeinen innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises eine konstante [zwei bei den meisten Monokotylen und choripetalen Dikotylen, ferner bei Primulaceen, eines bei den meisten sympetalen Dikotylen]. Doch kommen schon innerhalb einzelner Familien Schwankungen vor, die sich wohl zum Teil bei genauerer Untersuchung als abgeleitete werden erkennen lassen. So hat z. B. Aconitum an seinen Samenanlagen zwei Integumente, die meisten Arten des nahe verwandten Delphinium nur eines. Untersucht man aber Samenanlagen mittlerer Entwicklung, so sieht man deutlich an der Spitze des Integuments dieses doppelt [1]), namentlich bei Betrachtung ganzer Samenanlagen tritt dies hervor. Man kann das Integument hier also als aus zweien „verwachsen" betrachten, die Erscheinung ist eine ähnliche, wie bei der Entstehung einer sympetalen Korolle. Bei dem Verwandtschaftskreis der Ranunulaceen könnte man auf Grund der oben angeführten Tatsachen vermuten, daß die mit zwei Integumenten versehenen Samenanlagen einen primitiveren Typus vorstellen, von welchem die mit einem Integument versehenen abzuleiten sind. Zwei Integumente besitzen z. B. Aquilegia, Actaea, Caltha, einige Delphinium-Arten (D. Ajacis, D. Consolida) Ganidella, Thalictrum, Trollius, ein einziges Anemone, Clematis, Ficaria, Myosurus, Ranunculus.

Ähnliches kommt auch in anderen Verwandtschaftskreisen vor, so bei den Rosaceen. Spiraea [2]) Lindleyana hat zwei getrennte Integumente, bei Sp. Fortunei u. a. hängen sie — mit Ausnahme der Mikropylarregion — zusammen, bei Sp. Aruncus, Ulmaria, Filipendula ist nur eins vorhanden. Auch bei Hippuris betrachtet van Tieghem das Integument als aus Verschmelzung von zweien entstanden, die z. B. bei Myriophyllum voneinander getrennt sind.

Natürlich kann aus der Zweizahl der Integumente die Einzahl auch durch Verkümmerung Eines Integumentes hervorgehen. So hat Peperomia nur Ein dünnes Integument, Piper zwei — es liegt nahe, das erstere Ver-

---

[1]) Benutzt wurde Delp. cashmirianum. Vgl. Strasburger, Die Coniferen, p. 415. — Auf Schnitten tritt die Einkerbung des äußeren Integuments oft wenig oder gar nicht hervor, auch da, wo die körperliche Betrachtung die Anlegung eines äußeren Integuments zeigt, das wie gewöhnlich bei anatropen Samenanlagen nur auf der dem Funiculus abgewandten Seite sich bildet.

[2]) van Tieghem, Structure de quelques ovules. Journal de botanique, 1898, p. 213.

halten aus dem letzteren abzuleiten durch Verkümmerung des einen Integumentes, die auch in anderen Fällen eingetreten sein mag [1]).

Wo es wie z. B. bei den (nur mit einem Integument versehenen) Umbelliferen an Übergangsbildungen fehlt, ist es nicht möglich, zu sagen, wie die Einzahl zustandegekommen ist — ebensowenig, ob etwa die mit einem Integument versehenen atropen Samenanlagen der Juglandaceen und Myristicaceen und die anatropen der Betulaceen, Corylaceen, Ceratophyllaceen u. a. nie mehr als Ein Integument besessen haben.

Nach der Beschaffenheit des Nucellus, je nachdem er massig oder dünn ist, unterscheidet Warming eusporangiate und leptosporangiate Samenanlagen. Er erhält bei den Angiospermen dann folgende Typen:

1. Eusporangiate Samenanlagen mit Einem Integument, in das meist Leitbündel verlaufen, (die oben erwähnten Juglandaceen, Myricaceen, Betulaceen, einige Ranunculaceen und Rosaceen, Salix). Das sind großenteils Formen, welche von manchen Systematikern als „primitiv“ betrachtet werden, während der Verf. sie für alt, aber keineswegs für primitiv hält.

2. Eusporangiate Samenanlagen mit zwei Integumenten (die oft nur aus 2—3 Zellschichten bestehen). Leitbündel treten in die Integumente nur selten ein (Cupuliferen, Euphorbiaceen, Curcurbitaceen, Magnoliaceen). Diese Ausbildung findet sich namentlich bei Monokotylen und choripetalen Dikotylen.

3. Leptosporangiate Samenanlagen mit Einem Integument. Dieser Typus findet sich vor allem bei zahlreichen Sympetalen (vgl. z. B. Fig. 1590).

4. Leptosporangiate Samenanlagen mit zwei Integumenten (Primulaceen, Ebenaceen, Orchideen, Droseraceen.

Soweit ich sehen kann, sind das fast alles Familien, welche verhältnismäßig kleine Samen besitzen. In den Samenanlagen werden bei andern Pflanzen entweder im Nucellus oder im Integument Stoffe abgelagert, welche von der Makrospore später beansprucht werden. Je weniger sie für den Embryo und das Endosperm beansprucht werden, desto schwächer wird auch von vornherein der Gesamtaufbau der Samenanlagen sein können.

§ 6. Die Mikropyle.

An der Bildung der Mikropyle von Samenanlagen mit zwei Integumenten können sich bald beide beteiligen, bald nur eins. Indes können die mannigfachen Abweichungen in der Gestaltung der Mikropyle hier nicht bespochen werden. Es sei nur darauf hingewiesen, daß z. B. bei den Samenanlagen von Vicia Faba (Fig 1582) das „Exostom“ mit dem „Endostum“ einen rechten Winkel bildet.

Die Mikropyle hat bei allen „porogamen“ Pflanzen offenbar eine Bedeutung als Leitung für die Pollenschläuche, bei der Keimung der Samen findet hier die Wasseraufnahme am raschesten statt.

Bei einer Anzahl von Dikotylen kommt der Mikropyle die ersterwähnte Funktion nicht zu. Nennen wir die, welche das gewöhnliche Verhalten zeigen „porogame“, so lassen sich die anderen als „aporogame“ bezeichnen. Bei Cynomorium [2]) coccineum verwächst die Mikropyle sehr bald, es findet sich also kein offener Kanal mehr, und ebenso verhält sich die im System isoliert

[1]) Bei der Tremandracee Platytheca z. B. ist ein äußeres verhältnismäßig dünnes und ein inneres sehr dickes Integument vorhanden (das man bei ungenauer Beobachtung für den Nucellus halten könnte). Wenn das äußere Integument verkümmerte, würde sich eine der der sympetalen Samenanlagen entsprechende Gestaltung ergeben.

[2]) Pirotta e Longo, Osservazioni e ricerche sulle Cynomoriacee. Annuario del R. Istituto botanico di Roma, 1900, Anno IX, Fasc. 2.

stehende Gattung Gunnera [1]), sowie die Cannabineen [2]) und Alchemilla arvensis [3]). Offenbar also ist dies Verhalten bei verschiedenen Dikotylen unabhängig aufgetreten. Bei Cynomorium dringen die Pollenschläuche an der Spitze der Samenanlage ein („acrogam" nach PIROTTA und LONGO). Gunnera manicata reift die Samen vielleicht parthenogenetisch, Pollenschläuche sind hier nicht nachgewiesen. Bei Alchemilla dringen sie, zwischen den Zellen hindurchwachsend, von der Chalazaregion bis zum Eiapparat vor („basigam"), was auch bei Casuarina [4]), den Corylaceen und Juglandeen (trotz dem Vorhandensein einer Mikropyle) sich findet. Es sind das offenbar Variationen, die für die systematische Gliederung des Pflanzenreiches nicht von Bedeutung sind, von denen aber zu erklären bleibt, warum sie gerade bei Pflanzen mit sehr einfach ausgestatteten Blüten besonders häufig auftreten (die Fagaceen haben „porogame" Befruchtung; wie sich wohl reduzierte Formen anderer Familien wie Sagina u. a. verhalten mögen?). Eine Mittelstellung nehmen die Samenanlagen ein, bei denen die Pollenschläuche zum Teil durch das Gewebe der Samenanlagen hindurchwachsen. So bei Ulmaceen [5]) und Cannabineen; es ist wohl anzunehmen, daß bei allen diesen Pflanzen besondere, auf dem Bau der Zellen oder den Ernährungsbedingungen der Pollenschläuche beruhende Gründe vorliegen, welche die letzteren dazu veranlassen, den bezeichneten Weg zu nehmen.

Daß am reifen Samen die Mikropyle auch für die Wasseraufnahme in Betracht kommt, wurde oben schon erwähnt.

Hier mögen auch die sonderbaren Bildungen erwähnt werden, die der Mikropyle anliegend oder sie ausfüllend als Obturator bezeichnet werden.

Bei Euphorbiaceen sehen wir vielfach einen Auswuchs der Placenta sich über die Mikropyle herlegen (Fig. 1585, *III*, *O*) oder sie pfropfartig ausfüllen, so daß es vielfach zur Bildung eines Mikropylarkanales gar nicht mehr kommt. Die Pollenschläuche müssen dann durch dieses Gewebe hindurchwachsen.

In anderen Fällen wie bei Plumbago gibt dem Obturator eine Gewebewucherung des Fruchtknotens oberhalb der Mikropyle den Ursprung. Ob man die Obturatoren als besondere Anpassungen für die Leitung der Pollenschläuche zu den Makrosporen betrachten kann, ist aber ganz zweifelhaft. Es müßte erst nachgewiesen werden, daß ihr Auftreten durch die bei den betreffenden Pflanzen vorhandenen besonderen Bedingungen sozusagen gefordert wird, d. h. ob die Leitung der Pollenschläuche ohne sie nicht ebensogut vor sich gehen würde. Während der Samenreife vertrocknen die Obturatoren.

§ 7. Arillarbildungen [6]).

Im Anschluß an die Besprechung der Integumente mögen hier auch die Arillarbildungen erwähnt werden, obwohl sie gewöhnlich erst **nach**

[1]) SCHNEGG, Beiträge zur Kenntnis von Gunnera. Flora 1902.

[2]) ZINGER, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen. Flora, 85. Bd., Jahrg. 1898, p. 189 ff.

[3]) MURBECK, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis (L.) SCOP. und das Wesen der Chalazogamie, Lund's Universitets Arskrift, 36. Bd., Afd. 2, No. 9, 1901.

[4]) Hier wurde von TREUB die „Chalazogamie" zuerst aufgefunden. Literatur bei MURBECK a. a. O.

[5]) NAWASCHIN, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Nachrichten der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in St. Petersburg, 1897. Der Pollenschlauch dringt aus dem Gewebe des Funiculus durch die Integumente zur Nucellarspitze vor.

[6]) Eine Zusammenstellung mit einigen anat. Einzelheiten bei A. PFEIFFER, Die Arillargebilde der Pflanzensamen, ENGLER's bot. Jahrb. XIII (1911).

der Befruchtung auffälliger hervortreten. Wir fassen darunter zusammen alle Auswüchse, die an der Außenseite der Samenanlagen auftreten.

Sie sind der Anlage nach schon an der unbefruchteten Samenanlage vorhanden, gewinnen aber ihre definitive Ausbildung erst nach der Befruchtung.

Wir lernten sie schon bei Gymnospermen kennen (Taxus, Phyllocladus u. a.) und sahen wie sie dort als Samenschuppen oft eine höchst eigenartige Ausbildung gewinnen können, der auch eine keineswegs immer gleiche Leistung entspricht. Wie also bei den Gymnospermen die Funktion dieser Arillarbildungen (im weitesten Sinne) eine verschiedene sein kann, so auch bei den Angiospermen. Sie kommen für die Verbreitung der Samen, sei es durch Tiere, sei es auf andere Weise, in Betracht. Bisweilen übernehmen sie auch die Leistung, welche sonst der Samenschale zukommt, bei manchen ist ihre etwaige Bedeutung auch noch unbekannt.

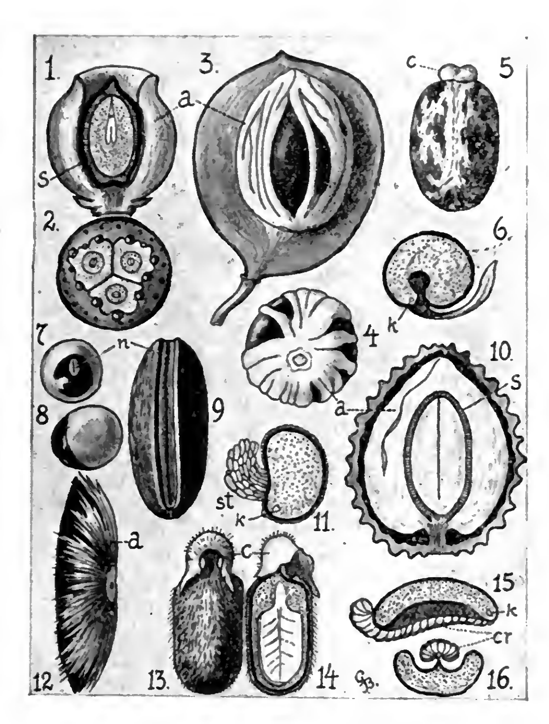


Fig. 1591. *1* Längsschnitt durch einen Samen von Taxus baccata mit Samenmantel (Arillus, *a*). *3* Halbierte Frucht von Myristica fragrans: Samen von einem zerschlitzten Arillus (*a*) umgeben. *4* Samen mit Arillus von der Anheftungsstelle aus gesehen. *5* Ricinus communis, Samen mit Mikropylar-Arillus („Caruncula" *c*). *6* Corydalis cava, Samen mit fleischigem Auswuchs aus der Chalazagegend des Funiculus. *10* Längsschnitt der Frucht von Litchi sinensis, Samen in einen dicken Arillus eingehüllt. *11* Samen von Chelidonium majus, *13*, *14* von Polygala vulgaris, *15*, *16* von Asarum europaeum (längs und quer) alle mit Arillusbildungen. (Nach Beck von Manogette.)

Es ist natürlich eine Frage der Übereinkunft, wie weit man den Begriff „Arillus" ausdehnen soll[1]). Doch scheint es nicht erforderlich, darunter auch die Haare einzuschließen, die bei manchen Pflanzen (Bromeliaceen, Asclepiadaceen, Gossypium, Salix) aus der Oberfläche der Samen entspringen und dem reifen Samen als Flugapparat dienen, wenn auch ihre Abgrenzung von anderen Arillarbildungen nicht immer leicht sein mag. Aber für Haare besteht schon eine zusammenfassende Bezeichnung, die auch für die „Flughaare" genügt.

Im Folgenden mögen die hauptsächlichsten Arillarbildungen zunächst nach dem Ort ihrer Anlegung erwähnt und dann auf ihre biologische Bedeutung hingewiesen werden. Es kann sich dabei nicht um Vollständigkeit sondern nur um einzelne Beispiele handeln.

[1]) Die von Planchon versuchte Einteilung in einen „wahren" und einen „falschen" Arillus (nach der Entstehungsweise) halte ich für entbehrlich.

1. Arillus nur aus dem Funiculus bzw. der Chalaza entspringend. Ein fleischiger Arillus dieser Art findet sich z. B. bei Passiflora (er ist bei Passiflora edulis und P. quadrangularis (die eßbare Früchte besitzen) wesentlich an der Bildung des „Fruchtfleisches“ beteiligt und deckt auch die Mikropyle zu, da er vom Funiculus aus über sie herwächst.

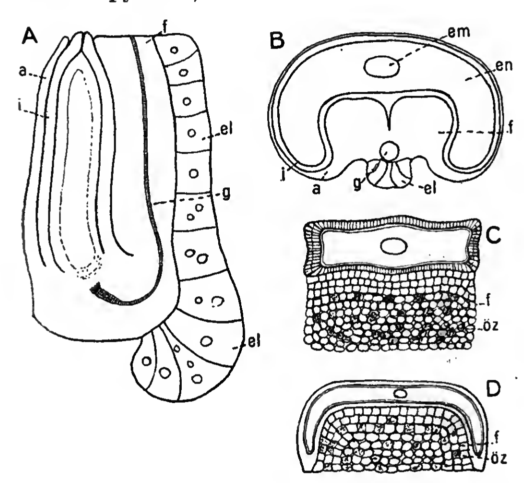


Fig. 1592. *1* Längsschnitt durch einen *A* Samen von Asarum europaeum, der Arillus (*ei*) ist eine kammförmige Wucherung auf der Außenseite des Funiculus (nach KRATZER). Die Mikropyle ist nach oben gekehrt. *B* Querschnitt des Samens, *em* Embryo, *en* Endosperm, *g* Leitbündel, *el* Arillus.

Wir können hier auch den unten zu beschreibenden merkwürdigen Arillus von Opuntia anschließen, der als flügelförmiger Auswuchs rechts und links am Funiculus entsteht.

2. Arillus als Auswuchs am Funiculus, welcher aber auch auf die Mikropyle herübergreift. So z. B. bei Myristica (Fig. 1591, *3*), Evonymus, Celastrus, Zingiberaceen u. a. Die Mikropyle selbst ist also nicht vom Arillus überwachsen.

3. Arillus dorsal. So tritt er z. B. auch als ein kammförmiger Auswuchs auf der ganzen Außenseite des Funiculus bei Asarum (Fig. 1591, *15*, *16* u. 1592). Bei Corydalis (Fig. 1591, *6*) und Chelidonium (Fig. 1591, *11*) ist er auf ein kurzes Stück des Funiculus (nahe der Chalaza) beschränkt, wo er z. B. bei Corydalis solida schon vor der Befruchtung deutlich hervortritt. Bei vielen Bromeliaceen (z. B. Tillandsia usneoides Fig. 1594, *2*, *10*, *11*) tritt er als Auswuchs der Chalazagegend der Samenanlage an der Konvexseite der Krümmung auf, offenbar aus derselben Veranlassung wie die „Bohrspitzen“ an den gekrümmten Kotyledonen mancher Allium - Arten[1]) („kamptotroph“).

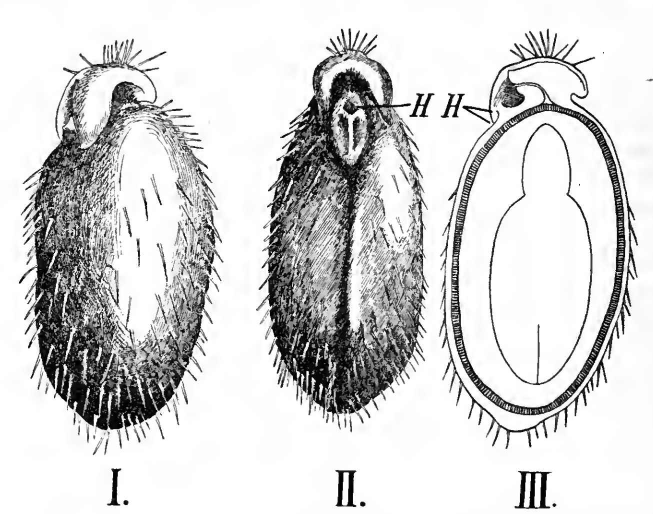


Fig. 1593. Samen am Polygala amara mit Mikropylar-Arillus. *II* gegen *I* um 90° gedreht, *III* ein Durchschnitt, *H* Hilus.

4. Als wulstige Verdickung

[1]) Vgl. Ergänzungsband p. 21.

der Mikropyle tritt der auch als „caruncula" bezeichnete Mikropylen-Arillus von Euphorbiaceen (Fig. 1591, 5) und Polygala (Fig. 1593) hervor.

Wie schon oben bemerkt, ist die Verwendung der Arillarbildungen eine verschiedene. Wir haben es zu tun mit

1. Arillarbildungen als Ersatz der Samenschalen, also als äußere feste Umhüllung des Samens. Das ist ein verhältnismäßig seltener Fall; er findet sich, soweit dem Verf. bekannt ist, nur bei Opuntia, deren Samenbildung auch sonst eigentümlich ist. Es ist die einzige Gattung unter den Kakteen, welche noch das sonst für „Curvembryonaten" charakteristische Perisperm besitzt (Fig. 1595, *VI*).

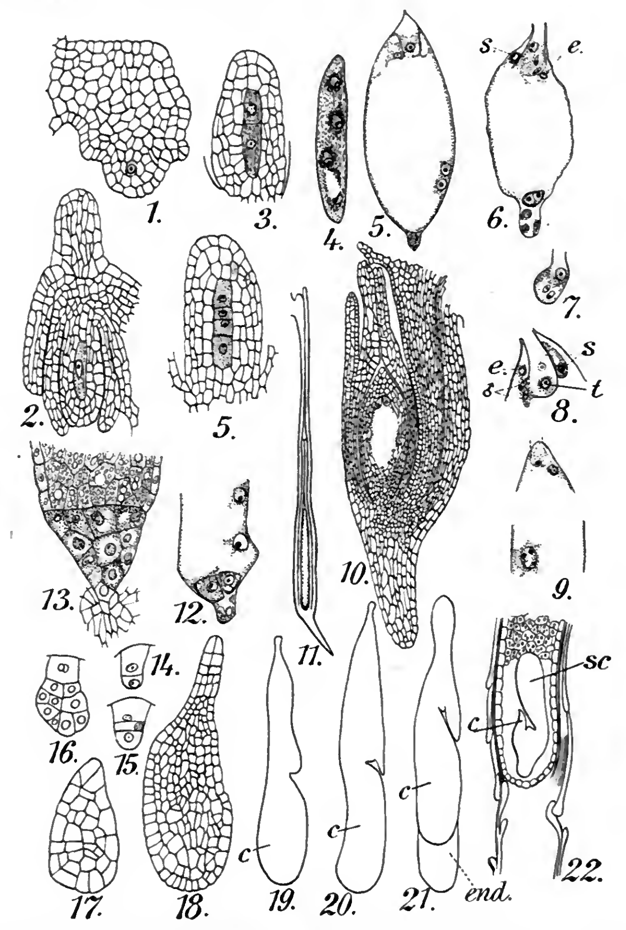


Fig. 1594. Samenentwicklung von Tillandsia usneoides nach Billurp. An der anatropen Samenanlage bildet sich, wie Fig. *2* und *10* zeigen, in der Chalazaregion ein Auswuchs. Außerdem verlängert sich der Samen sehr stark (Fig. *11*) und erhält dadurch die „Fellspanform", welche für viele kleine, durch den Wind verbreitete Samen eigentümlich ist. Das übrige derselben entspricht dem üblichen.

Die Entwicklung der merkwürdigen harten, dunklen Hülle, welche den Samen umgibt wurde schon von Planchon[1]) richtig erkannt. Man könnte sie (*A* Fig. 1595, *VI*) für die Samenschale halten. Aber sie ist nur eine dünne Haut (*S*). Die Hülle kommt zustande durch zwei Vorgänge: 1. eine starke Einkrümmung des Funiculus, 2. das Auftreten zweier flügelförmiger Auswüchse an diesem (*A* Fig. 1595, *I*, *II*). Diese hüllen die Samenanlage (und zwar schon vor der Befruchtung) ganz ein. Sie wird in diese Hülle beim weiteren Wachstum so eingewickelt, daß nur am Grunde eine enge Spalte (*K* Fig. 1595, *IV*) übrig bleibt. Durch diese hindurch müssen also auch die Pollenschläuche zur Mikropyle wachsen, ebenso ist hier die Stelle für den Wasseraustritt bei der Keimung

[1]) I. E. Planchon, Mémoire sur le développement et des charactères des vrais et des faux arilles, Montpellier 1844.

und den Austritt der Keimwurzel bzw. des ganzen Embryos. Der Funicular-Arillus bildet also die die Samenanlage umhüllende harte Schale. Daß die Samenschale selbst im reifen Samen nur als dünne Haut entwickelt ist, beruht auf einer ähnlichen „Korrelation“ wie wir sie bei Steinfrüchten oder den von einem harten „Induoum“ umgebenen Mirabilisfrüchten (p. 1670) finden.

Der mittlere Teil der Funiculus hebt sich auf der Außenseite des schmalen Teiles der Hülle als weißlicher Ring ab.

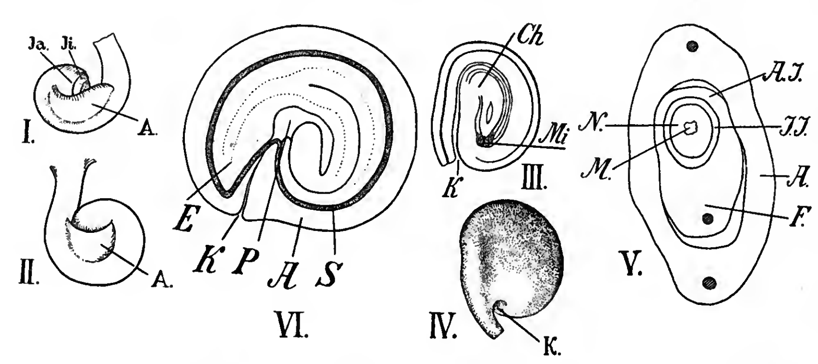


Fig. 1595. Arillusbildung bei Opuntia (*I* und *II* nach PLANCHON, *III* bis *VI* Original). *I* und *II* junge Samenanlagen von Opuntia vulgaris, *A* flügelförmiger Auswuchs des Funiculus. *Ji. Ja* inneres und äußeres Integument der Samenanlage (in *II* schon durch starke Einkrümmung verdeckt), *III* Längsschnitt durch ein älteres Stadium, *Ch* Chalaza, *Mi* Mikropyle, *IV* Außenansicht einer Samenanlage, welche ganz im Arillus steckt, *K* Eingang, *V* Querschnittt durch eine Samenanlage, *A* Arillus, *F* Funiculus, *N* Nucellus, *AJ* äußeres, *JJ* inneres Integument, *M* Makrospore, *VI* Längsschnitt durch einen Samen, *E* Embryo, *S* Samenschale, *A* Arillus, *P* Perisperm, *K* Eingang.

Die Eigentümlichkeit der Arillarbildung besteht also darin, daß die Samenumhüllung bei Opuntia von einer bei anderen Kakteen nicht auftretenden[1]) Umbildung am Funiculus geliefert wird. Man kann sie als eine Art drittes Integument bezeichnen, wenn sie auch nicht wie sonst die Integumente als Ringwall, sondern als flügelförmige Wucherung auf zwei Seiten auftritt. Übrigens keimen die Opuntia-Arten trotz ihrer harten Hülle wenige Wochen nach der Aussaat, offenbar weil sie Einrichtungen zur raschen Wasseraufnahme besitzen.

Es sei im Anschluß an die Besprechung des Funiculus-Arillus erwähnt, daß der Funiculus sich bei Opuntia auch an der Bildung des „Fruchtfleisches“ beteiligt. Die Samen sind in einer dicken Gallerte eingebettet. Diese entsteht aus mächtig heranwachsenden papillenförmigen Auswüchsen der Außenfläche des Funiculus, also aus eigentümlich entwickelten Haargebilden. Daran beteiligt sich auch der Arillarteil des Funiculus. Nur sind die Papillen auf dem Mittelteil viel mächtiger als auf den Seitenflächen.

2. Arillus als Verbreitungsmittel der Samen durch Tiere. In Betracht kommen hauptsächlich Vögel und Ameisen. Ob die ersteren auch bei der Verbreitung der Samen von Nephelium lappaceum, Lichi (Fig. 1591, *10*) und anderen beteiligt sind, scheint nicht bekannt zu sein, die Größe der Samen würde wohl kaum dagegen sprechen, da auch so große Samen wie die von Myristica fragrans durch Vögel (Tauben) verbreitet werden. Am

[1]) Nur das sonderbare „kork“artige Anhängsel der Samen von Mamillaria phellosperma dürfte arillusähnlich sein, es umgibt aber den Samen nicht. Seine etwaige biologische Bedeutung ist ganz unbekannt.

auffallendsten sind die Arillen, die lebhaft gefärbt sind (meist rot oder gelb und rot) und in den geöffneten Früchten den Vögeln entgegenleuchten. So die von Myristica fragrans, Evonymus, Afzelia u. a.

Für die Ameisenverbreitung kommen kleinere Samen in Betracht, deren Arillargewebe meist fettartige Stoffe enthalten (so die von Asarum, Chelidonium, Euphorbia, Polygala u. a.) wie das namentlich von R. SERNANDER[1]) dargelegt wurde.

Ob die Auswüchse an der Chalazaregion mancher Bromeliaceensamen als Verbreitungsorgane durch Tiere oder den Wind in Betracht kommen, ist zweifelhaft. Fig. 1594, *2* zeigt, daß an der Chalazaregion der anatropen Samenanlage ein Zellkörper ausgesproßt ist (vgl. auch Fig. 1594, *10*) der in Verbindung mit der starken Verlängerung des ganzen Samens (Fig. 1594, *11*) diesem die feilspanähnliche Gestalt gibt, die auch manchen Orchideensamen und denen von Leiphaimos (Fig. 1603) u. a. zukommt.

3. Als Schwimmorgan dient der Arillus bei Nymphaea, Euryale u. a. Er bildet um den Samen einen lufthaltigen Sack, welcher dem Samen eine Zeitlang als Schwimmapparat dient und so seine Verbreitung durch Waserströmungen ermöglicht. Wenn man ihn abstreift, sinkt der Samen unter. Unter normalen Verhältnissen geht er durch Fäulnis zugrunde.

4. Als Schwellkörper zum Öffnen der Früchte wird der Arillus verwendet bei Myristica (vgl. p. 1672) und (nach FRITZ MÜLLER) bei einigen Marantaceen.

5. Bei Sarothamnus scoparius und einigen anderen Leguminosen findet sich an der Basis der Samen ein gelber schwammiger Ringwulst, der als Verdickung des Funiculus entsteht. Er soll nach BACHMANN's[2]) Ausführungen die Ablösung der Samen befördern, indem er die Verbindung zwischen Funiculus und Samen sehr stark verringert. Auch wenn das zutrifft, kann natürlich der Arillus außerdem noch als „Elaiosom" zur Verschleppung durch Ameisen Verwendung finden. Aber bei anderen Leguminosen lösen sich die Samen auch ohne Arillus ab. Auch bei Sarothamnus wird man eine besondere Bedeutung des Arillus für die Ablösung ebensowenig als sichergestellt betrachten können wie bei anderen Leguminosen (Afzelia, Kennedya, Hardenbergia, Canavalia).

Wir sahen, daß die besprochenen Arillarbildungen Fortbildungen von embryonal gebliebenen Stellen der Außenseite der Samenanlagen darstellen. Es kann sich aber auch der ganze Funiculus nach der Befruchtung weiter entwickeln. Eine starke Entwicklung in die Breite (der dann auch eine breite Ablösungsstelle entspricht) findet sich namentlich bei der Leguminosengruppe der Phaseoleen. Sie steht wohl in Beziehung zu dem ausgiebigen Stofftransport in die verhältnismäßig großen kohlenstoffreichen Samen. Am auffallendsten tritt das hervor (wie p. 1722 erwähnt) bei Physostigma (Fig. 1591, *9*).

Bei einer Anzahl Acacia-Arten dagegen wächst der Funiculus nach der Befruchtung vor allem in die Länge. Er erreicht z. B. bei Ac. Melanoxylon[3]) eine Länge von 5 cm und ist an dem Samen so hin und her gekrümmt, daß es so aussieht, als ob ein Arillus vorhanden sei. Auch andere australische Acacia-Arten zeigen merkwürdige Wachstumserscheinungen des Funiculus, von denen man vermuten möchte, daß sie biologisch

---

[1]) R. SERNANDER, Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren (Kgl. Svenska vetenskaps akademien Handlingar 41, 7, 1906.

[2]) E. BACHMANN, Beschaffenheit und biol. Bedeutung des Arillus einiger Leguminosen. Ber. der d. bot. Gesellsch. III p. 25 (1885).

[3]) HILDEBRAND, Ber. der d. bot. Gesellsch. I p. 401.

der Arillusbildung entsprechen, zumal diese Funiculi auch durch ihre von der der Samenschale abweichende Färbung sich auszeichnen.

Wir sehen also, daß — ähnlich wie bei der Fruchtbildung verschiedene Teile der Blüte außer dem Gynaeceum sich weiter entwickeln können — auch die weitere Entwicklung der Samenanlage sich keineswegs auf die des Embryos, des Endosperms und der Samenschale zu beschränken braucht. Vielmehr können auch andere Teile der Samenanlage nach der Befruchtung zur Weiterentwicklung veranlaßt werden. So entstehen Gebilde, die in verschiedener Weise, namentlich zur Verbreitung der Samen ausgenutzt werden können.

§ 8. Die Entwicklung der Makrosporen.

Die Entwicklungsvorgänge im Nucellus weichen nicht wesentlich von den bei den Gymnospermen kurz erwähnten ab, wenn auch einerseits weitere Reduktionen als dort auftreten und andererseits auch — entsprechend dem viel zahlreicheren Formenkreis — mehr Variationen vorkommen.

Das Archespor entsteht auch bei den Angiospermen hypodermal, wird aber vielfach tief in das Nucellargewebe versenkt. Namentlich geschieht das durch Bildung von „Schichtzellen". Bei Euphorbia z. B. (Fig. 1585, *II*) wird von der Archesporzelle eine „Schichtzelle" abgetrennt, die sich ebenso wie die darüber gelegene Außenzelle noch weiter teilt, so daß das Archespor schließlich fast in der Mitte des Nucellus liegt, auf dessen Kosten dann später die Makrospore heranwächst.

Ein derartiger Nucellus hat also außer der Makrospore zahlreiche sterile Zellen, welche diese später aufzehrt. Demgegenüber ist bei Samenanlagen mit dünnem Nucellus und dickem Integument der erstere fast nur aus dem „Archespor" aufgebaut. So z. B. bei Hyoscyamus (Fig. 1590). Hier liefert das dicke Integument das Material, auf dessen Kosten die Makrospore später heranwächst. Samenanlagen, bei denen sowohl Nucellus als Integumente nur aus wenig Zellen bestehen, liefern auch nur kleine Samen (wie z. B. bei den Orchideen, Orobanchaceen u. a.), wenn nicht etwa noch ein Heranwachsen auf Kosten anderer Blütenteile eintreten kann, wie das z. B. bei Thesium der Fall ist. Wie sich die in den kümmerlichen Samenanlagen der Orchideen entstandenen Embryonen bei einigen Gattungen zu „helfen wissen" wird später zu erwähnen sein.

Das Archespor ist vielfach, auch bei Makrosporangien mit massiger gebautem Nucellus, einzellig, offenbar deshalb, weil die anderen Zellen von vornherein „sterilisiert" sind. Indes fehlt es nicht an Beispielen für mehrzellige Archesporien, so namentlich bei Rosaceen, bei Aesculus Hippocastanum, Paeonia arborescens.

Zuweilen kommen auch mehrere Makrosporen zur Entwicklung, dafür sei Alchemilla als Beispiel angeführt.

In Fig. 1595 ist die Entwicklung der Samenanlage von Alchemilla dargestellt [1]). Das Verhalten des Nucellus erinnert sehr an die Entwicklung der Mikrosporangien (vgl. p. 1702). Es ist das Archespor eine Zellplatte, von der Schichtzellen nach außen abgegeben werden, auch die Epidermis erfährt perikline Teilungen (Fig. 1595, *II*). Eigentümlicherweise wird hier nicht wie sonst eine zentrale Zelle zur Makrosporenmutterzelle, sondern die mehr seitlich gelegenen,

---

[1]) Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Universitets Årskrift, 36. Bd., Afdeln. 2, 1901.

die sich in drei bis vier (wohl meist vier) Tochterzellen teilen, von denen oft mehr als eine zur Makrospore wird. Die überzähligen, später verdrängten Makrosporen helfen vielleicht der begünstigten bei der Aufzehrung des Nucellargewebes. Der Längsschnitt (Fig. 1595, *III*) läßt sich ohne weiteres vergleichen mit einem

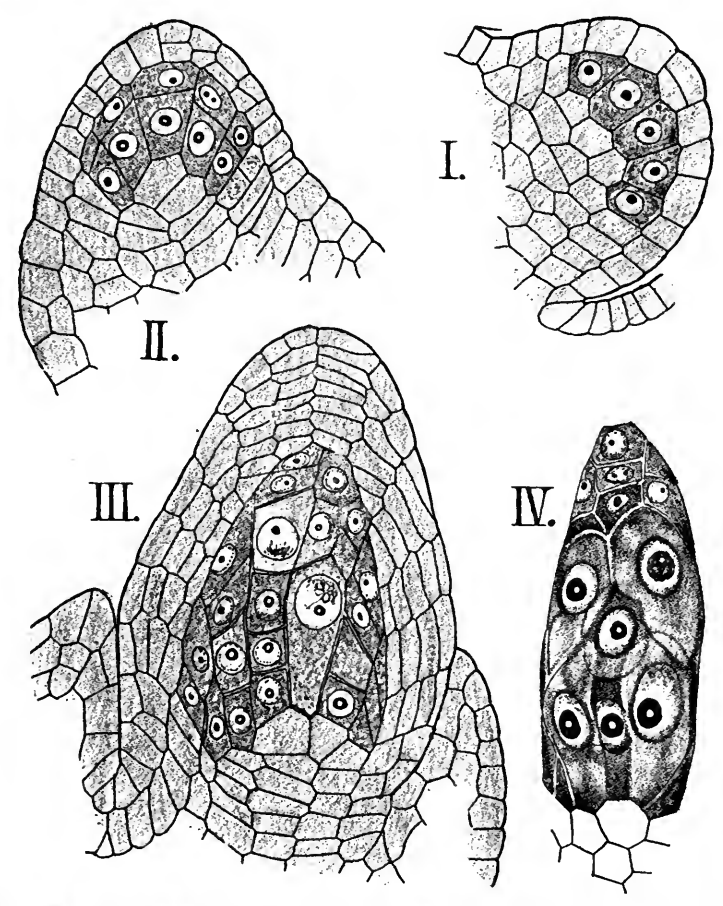


Fig. 1596. Makrosporangienentwicklung (im Längsschnitt des Nucellus) von Alchemilla, nach Murbeck. *I—III* Alch. alpina (in *I* fünf Archesporzellen getroffen.. *IV* Alch. pubescens, sporogenes Gewebe mit sechs reifen Makrosporen und einigen Tapetenzellen.

Sporangium, während bei anderen Angiospermen-Samenanlagen, in denen das sporogene Gewebe mehr zurücktritt, die äußeren Verschiedenheiten gegenüber den Sporangien viel größer sind.

Besonders eigentümlich ist der Bau des Makrosporangiums bei Casuarina, dessen Kenntnis wir Treub verdanken [2]). Es wird ein umfangreiches sporogenes Gewebe entwickelt. Dabei tritt besonders deutlich hier hervor, daß das sterile Gewebe des Nucellus, wie ich vor Jahren darzutun versucht habe, der Haupt-

[1]) M. Treub, Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. du jard. botanique de Buitenzorg, Vol. X, p. 145 ff. (Es soll dabei vorgreifend auch die Keimung der Makrospore besprochen werden, auf das normale Verhalten wird unten zurückzukommen sein). Treub's Angaben werden ergänzt und teilweise berichtigt durch Frye, Botanical gazette, 36, 1903.

sache nach der Wandung der Pteridophytensporangien entspricht (Fig. 1597, *I*). Die Zellen des sporogenen Gewebes teilen sich auch alle, wie es scheint, in ähnlicher Weise, wie sonst die Sporenmutterzellen anderer Angiospermen, doch ist die Zahl der Tochterzellen aus TREUB's Angaben nicht mit Sicherheit zu

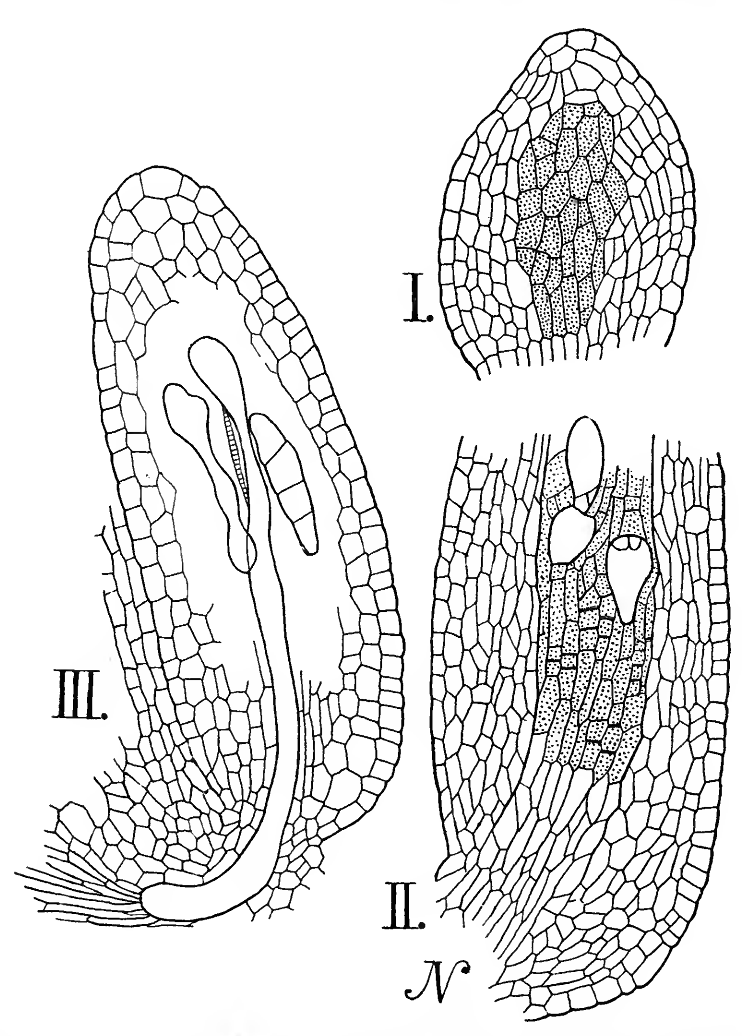


Fig. 1597. (Nach TREUB.) *I* Makrosporangienlängsschnitt von Casuarina Rumphii, sporogenes Gewebe punktiert (100mal vergr.). *II* Teil eines Längsschnittes durch einen älteren Nucellus von C. tuberosa, drei Makrosporen im sporogenen Gewebe sichtbar. *III* Älteres Stadium bei C. glauca, eine Makrospore zum Haustorium ausgewachsen, eine Tracheide im sporogenen Gewebe sichtbar.

entnehmen. Die nicht zu Makrosporen werdenden Tochterzellen funktionieren offenbar längere Zeit als Nährzellen. Es werden viele Makrosporen angelegt, die meisten aber bleiben steril, sie dienen nur dazu, der begünstigten Makrospore Nährmaterial mit herbeizuschaffen. Sie verlängern sich nämlich schlauchförmig und bilden Haustorien, welche in den Funiculus eindringen (Fig. 1596, *III*). Biologisch liegt der Fall ähnlich wie bei den Embryonen der Abietineen. Ich

habe früher hervorgehoben, daß meiner Ansicht nach die Tatsache, daß hier mehrere Embryonen aus einer Eizelle entstehen, von denen aber nur einer zur Entwicklung gelangt, wohl damit zusammenhänge, daß diese überzähligen Embryonen als Haustorien für den begünstigten funktionieren. Ähnlich ist es bei Casuarina mit den Makrosporen. Die Keimung entspricht dem typischen Verhalten der Angiospermen (Eiapparat, Polkerne, Antipoden). Auch die Befruchtung findet normal statt.

An Casuarina haben sich üppige phylogenetische Spekulationen geknüpft. Es darf wohl wiederholt werden, was in der 1. Aufl. darüber gesagt wurde.

„Ich habe im Obigen Casuarina vom „biologischen“, nicht vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet. Ich sehe in ihr eine Pflanze, die interessante Einrichtungen zur Ernährung der Makrospore zeigt, die bei anderen Angiospermen nicht in dieser Vollendung bekannt sind. Aber ich kann wenig „Primitives“ in ihrem Verhalten sehen, abgesehen etwa von dem Vorhandensein eines umfangreichen, sporogenen Zellgewebes, welches aber in verschiedenen anderen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen sich in ähnlicher Weise findet. Wir werden uns hüten müssen, von dem berechtigten Wunsche ein „missing link“ mit den Gymnospermen zu finden, ausgehend, eine Deutung der bis jetzt vorliegenden Tatsachen auszusprechen, die über das sicher Festgestellte hinausgeht. Auch hier wird die Gesamtökonomie der Pflanze zu berücksichtigen sein, die vielleicht darüber Auskunft gibt, warum Reservestoffe hier zunächst teils im sporogenen Zellkomplex, teils im Funiculus abgelagert und dann später, wie es scheint, ziemlich rasch von den makrosporialen Haustorien aufgebraucht werden. Das oben kurz geschilderte Verhalten von Alchemilla zeigt übrigens im Nucellus bedeutende Anklänge an das von Casuarina.“ Ich glaube, daß die weitere Entwickelung unserer Kenntnisse die Berechtigung des damals Gesagten erwiesen hat.

Die meisten Angiospermen haben ein sporogenes Gewebe, das viel weniger stark entwickelt ist, als bei den soeben besprochenen Pflanzen, und oft nur aus e i n e r Zelle besteht. Das Endresultat: die Entstehung von (gewöhnlich nur) einer Makrospore, ist dasselbe.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle geht die Makrospore wie bei den Gymnospermen aus einer Tetradenteilung der Sporenmutterzelle hervor, wobei normal nur Eine Tochterzelle sich zur Makrospore weiterentwickelt, die übrigen drei verdrängt werden. Meist ist die untere, d. h. die der Chalaza zugekehrte Tochterzelle die begünstigte. Indes dürften alle vier Zellen der Weiterentwicklung fähig sein. Wenn gewöhnlich die unterste die geförderte ist, so kann man das darauf zurückführen, daß sie dem von der Chalaza herkommenden Nahrungsstrom am nächsten liegt. Dagegen spricht auch nicht, daß z. B. bei den untersuchten Onagrariaceen regelmäßig die oberste (der Mikropyle zugewandte) Tetradenzelle zur Makrospore wird. Denn es kann, namentlich bei Samenanlagen mit tief in den Nucellus versenkter Makrosporenmutterzelle auch oberhalb dieser letzteren eine Nährstoffanhäufung eintreten, welche dann die oberste Tochterzelle in ihrer Entwicklung begünstigt. Dafür spricht auch, daß die Onograriaceen zu den Dikotylen gehören, deren Makrosporen bei der Keimung gar keine Antipoden mehr entwickeln. Diese sind entbehrlich, wenn die Ernährung der heranwachsenden Makrospore von der Mikropylargegend her erfolgt [1]). Das hier gelegene Zellenmaterial wird

---

[1]) Die Vermutung von E. WERNER, daß die drei sterilen Tetradenzellen als Vertreter der Antipoden bei der Leitung der Nährstoffe mitwirken, scheint mir unwahrscheinlich. (Vgl E. WERNER, Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beih. z. Bot. Centralblatt XXXII (1914).)

ja von der Makrospore später aufgezehrt und übertrifft vielleicht das von der Chalazaregion aus zugeführte.

Auch bei der Tetradenteilung tritt bei manchen Angiospermen eine Reduktion ein — es können weniger als vier Tochterzellen gebildet werden, oder die Makrosporenmutterzelle wird unmittelbar zur Makrospore.

Es wird die Reduktionsteilung dann erst bei der Keimung durchgeführt. Wir werden aber eine Reduktion in verschiedener Ausbildung antreffen: es kann entweder noch eine Vierteilung des Makrosporenkernes eintreten, aber die Bildung von Zellwänden zwischen den Tochterzellen unterbleibt, oder es unterbleibt auch die Kernteilung. Das erstere Verhalten trafen wir, freilich nur seltener, auch bei Mikrosporenmutterzellen, so denen einiger Cyperaceen (Fig. 1560). Das letztere zeigt, daß die Reduktion bei den Makrosporen weiter gehen kann, als bei Mikrosporen.

§ 9. Die „normale" Keimung der Makrospore.

Die Vorgänge in der keimenden Makrospore selbst sind nicht überall ganz dieselben, aber sie ordnen sich um ein Verhalten, das wir als das häufigste und typische betrachten können; es wurde zuerst von Strasburger aufgeklärt.

Die junge Makrospore (Fig. 1598 oben) besitzt Einen Zellkern (den primären „Embryosackkern"). Dieser teilt sich bei weiterem Wachstum. Die beiden so entstandenen Kerne wandern in die beiden Enden der Makrospore und teilen sich dort wiederholt, so daß in jedem Ende nun vier Zellkerne liegen. Zwei davon (die Polkerne) rücken gegen die Mitte der Makrospore und verschmelzen dort früher oder später miteinander zum sekundären Embryosackkern. Um die drei anderen findet Zellbildung statt, so daß nun also an jedem Ende drei nackte Zellen liegen. Die am Mikropylekanal gelegenen stellen den Eiapparat, die am anderen Ende der Makrospore die Gegenfüßlerzellen oder Antipoden dar.

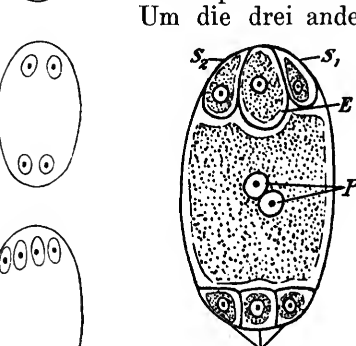


Fig. 1598. Schema für die Makrosporenkeimung der Angiospermen (nach Lotsy). Oben Makrospore noch mit einem Kern, unten nach der Bildung von je 3 Kernen für Eiapparat und Antipoden und zwei Polkernen. Rechts Schema der fertig gekeimten Makrospore. S_1 und S_2 Synergiden, *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

Dies Verhalten schließt sich am nächsten an das der Gnetaceen an. Wir sahen dort, daß die Befruchtung in ein Stadium verlegt wird, in welchem die Keimung der Makrospore noch nicht bis zur Bildung eines Zellgewebes fortgeschritten ist; die Zellen bzw. Zellkerne sind hier einander noch alle äußerlich gleich, obwohl mehr oder minder ausgesprochen eine polare Differenzierung (wie sie ja schon durch die Lage zur Mikropyle gegeben ist) in einen oberen generativen und einen unteren vegetativen Teil der Makrospore hervortritt.

Das letztere ist auch bei den Angiospermen der Fall [1]).

So wenig wir nach dem früher Ausgeführten die Angiospermen mit den lebenden Gymnospermen in unmittelbare verwandtschaftliche Beziehungen bringen können, so sehr berechtigt ist doch die Frage, ob bei beiden übereinstimmende Gesetzmäßigkeiten wahrnehmbar sind oder nicht.

Eine polare Ausbildung trafen wir schon bei den Sporen der Pteridophyten. Dort war sie bedingt durch die Lage der Sporen innerhalb der Tetraden. Dasselbe ließ sich für die Mikrosporen der Gymnospermen nachweisen und auch die Makrosporen dieser Gruppe sind polar ausgebildet, wie schon die Lage der Archegonien zeigt. Es kann diese polare Ausbildung bei den Makrosporen mancher Gymnospermen ebenso wie bei den Mikrosporen mancher Angiospermen (p. 1707) durch sekundäre Vorgänge wieder verwischt werden — das wird uns nicht hindern, sie als eine ursprünglich überall vorhandene zu betrachten. Wir treffen sie auch in den Makrosporen der Angiospermen. Sie tritt hier gleich von Anfang an hervor durch die Wanderung der beiden ersten Teilungskerne nach den beiden „Polen“ der Makrosporen hin. Diese werden offenbar bestimmt durch ihre Lage im Nucellus. Der generative Pol, welcher den Eiapparat enthält, ist stets der Mikropyle zugekehrt.

Wir werden also nicht daran zweifeln können, daß die „Antipoden“ dem „vegetativen Pol“ der Makrospore angehören, also dem vegetativen Teil des Prothalliums von Gnetum u. a entsprechen. Wenn wir annehmen, daß nicht nur die Makrosporen selbst, sondern auch die in ihr durch Teilung entstandenen Zellkerne „polarisiert“ sind, d. h. also die am vorderen Pol andere Eigenschaften als die am hinteren haben, so könnte man die Verschmelzung der beiden Polkerne als Ausgleichung dieses Gegensatzes auffassen und die Tatsache davon ableiten, daß das Endosperm selbst keine eigene Polarität besitzt [2]). Das Vorhandensein dieses sekundären (doppelten) Makrosporenkerns bietet, da er die Endospermbildung einleitet, die Möglichkeit, daß diese an die Befruchtung geknüpft, also eine „unnötige“ Endospermbildung vermieden wird. Die Funktion der Antipoden mit Sicherheit festzustellen ist bis jetzt nicht gelungen. Man ist auf Vermutungen angewiesen. Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß wenigstens in manchen Fällen, wie schon Hofmeister angenommen, später z. B. Westermaier hervorgehoben hat, ihnen eine Bedeutung für die Ernährung der Makrospore zukommt, die wir uns wohl ähnlich vorstellen können, wie die der unten anzuführenden Epithelschicht, d. h. sie sondern wahrscheinlich Enzyme aus, welche die Auflösung des Nucellargewebes vermitteln, und sind bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt. Diese Rolle werden wir ihnen namentlich da zuschreiben dürfen, wo sie verhältnismäßig lange Zeit erhalten bleiben und bedeutende Größe erreichen, wie z. B. bei Asarum, manchen Helleboreen u. a. (Fig. 1599), während sie in anderen Fällen ihre Funktion verloren haben und frühzeitig zugrunde gehen.

---

[1]) Ich betrachte den ganzen Inhalt der Makrospore als ein wenig differenziertes Prothallium, mit einem generativen und einem vegetativen Teile, die Verschmelzung der beiden „Polkerne“ als einen rein vegetativen Vorgang, der dazu in Beziehung steht, daß die Endospermbildung, von einem (hier durch Verschmelzung mit einem anderen verstärkten) Kerne ausgehend, erst durch den Befruchtungsakt ausgelöst werden „soll“. Ob man das Endosperm der Angiospermen dem der Gymnospermen gegenüber als eine „Neubildung“ oder es als eine infolge der Befruchtung erfolgende Weiterentwicklung eines Teiles des schon vor der Befruchtung vorhandenen Prothalliums beachten will, scheint mir von keiner wesentlichen Bedeutung.

[2]) Was nicht ausschließt, daß der hintere und der vordere Teil durch die Umgebung beeinflußt sich ungleichartig ausbilden.

Der Eiapparat besteht aus den beiden „Synergiden“ und der Eizelle, die gewöhnlich allein zum Embryo sich weiter entwickelt — nur ausnahmsweise (z. B. Fig. 1598, *4*) kann auch eine Synergide zum Embryo werden. Daß den Synergiden, trotzdem sie gewöhnlich sich nicht weiter entwickeln, tatsächlich die Funktion von „Gehilfinnen“ bei der Befruchtung zukommt, ist äußerst wahrscheinlich. Sie kann eine verschiedene sein: z. B. Ausscheidung von Stoffen, welche den Pollenschlauch zum Wachsen auf den Eiapparat zu veranlassen, Ausscheidung von Enzymen, welche den Übertritt der Gameten aus dem Pollenschlauch (z. B. durch Veränderung der Schlauchwand) ermöglichen oder diesen zum Platzen bringen. Ferner kann zunächst ein Übertritt der Gameten und von Protoplasma des Pollenschlauchs in eine der Synergiden eintreten. Es ist oft eine auffallende Veränderung in dem Aussehen einer der Synergiden zu bemerken: ihr Inhalt wird trüb und stirbt später ab. Freilich ist der Nachweis, daß das durch Übertritt von Inhaltsbestandteilen des Pollenschlauches erfolgt, ein schwierig zu führender. Eine solche trichogynartige Bedeutung der Synergiden ist namentlich dann wahrscheinlich, wenn die Synergiden weit über die Ansatzstelle der Eizelle hervorragen und der Pollenschlauch sich gar nicht an die letztere anlegt, wie bei Watsonia, Freesia, Crocus. Es könnten die generativen Zellen auch dann zwischen den Synergiden hindurchgleiten, aber der andere Vorgang erscheint wahrscheinlicher, zumal eine Synergide oft auffallende Veränderungen erfährt. Phylogenetische Schlüsse wird man freilich mit der Tatsache, daß auch die Synergiden zu Embryonen werden können, nicht begründen können. Denn wir wissen, daß auch aus den der Makrospore angrenzenden Zellen des Nucellus oder des Integuments Embryonen hervorgehen können. Darauf beruht, wie STRASBURGER zuerst gezeigt hat, die Polyembryonie bei Citrus, Mangifera indica, Funkia coerulea, zu denen später noch andere (z. B. Clusia alba, nach eigenen Untersuchungen), Opuntia vulgaris (GANONG), Calostemma (SCHLIMBACH) u. a. kommen. Diese Erfahrungen haben eine wesentliche Erweiterung erhalten, durch die interessanten experimentellen Untersuchungen HABERLANDT's, der durch Verwundung der Samenanlagen Bildung von Adventivembryonen bei Oenothera künstlich hervorrufen konnte. Die Anregung zur Weiterentwicklung geht in diesen, wie wohl auch bei der spontan auftretenden Polyembryone wohl durch Stoffe vor sich, die HABERLANDT

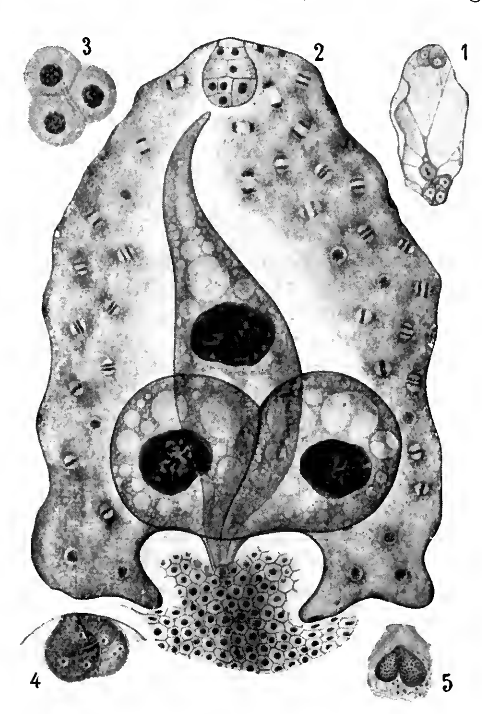


Fig. 1598. (Nach DODEL.) Aconitum Napellus *1* Embryosack kurz vor der Bestäubung. *2* Embryosack mit riesigen Antipoden zur Zeit der freien Endospermkernbildung. *3* Antipoden von oben, *4* ein Synergiden- und ein Eiembryo.

als „Wundhormone“ bezeichnet. Daß aber die durch diese Anregung entstandenen Zellkörper sich als der Hauptsache nach typische Embryonen und nicht als gewöhnliche Adventivsprosse entwickeln, muß auf den innerhalb der Makrosporen herrschenden Bedingungen beruhen, deren nähere Untersuchung Aufschlüsse von großer Wichtigkeit verspricht.

§ 10. Die Variationen in der Keimungsweise der Makrosporen.

Den im vorstehenden kurz geschilderten Keimungsvorgang können wir als den „typischen“ betrachten, weil er in der großen Mehrzahl der untersuchten Samenanlagen und bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise auftritt. Wir wollen ihn als den „Achter-Typus“ bezeichnen, weil bei der Keimung der Makrosporen acht Zellkerne auftreten, aus denen zwei „Triaden“ (Eiapparat und Antipoden) und zwei „Polkerne“ hervorgehen. Die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte ergaben indes, daß außer dem „Achter-Typus“ noch eine Reihe anderer Keimungstypen vorkommen. Diese bezeichnen wir als Variationen. Sie lassen sich (wie schon in der 1. Aufl. betont wurde) vom Achtertypus ableiten. Gerade diese Variationen sind mit besonderer Vorliebe untersucht worden. Einerseits weil die gegebene Fragestellung und Technik von selbst zu einer Ausdehnung der Arbeiten verleitete, andererseits weil man hoffen konnte, in phylogenetischer Beziehung wichtige Aufschlüsse oder doch wenigstens für die engeren verwandtschaftlichen Beziehungen brauchbare Anhaltspunkte zu gewinnen.

Diese Hoffnungen sind nicht verwirklicht worden. Es sind keine Keimungstypen gefunden worden, die wir als „primitive“ betrachten und etwa denen der Gymnospermen annähern könnten und auch für die Erkennung verwandtschaftlicher Beziehungen sind sie bis jetzt nicht erheblich gewesen. Vielmehr treffen wir dieselbe Erscheinung, die uns schon oft — bei der Betrachtung der verschiedensten Organe — entgegentrat. Nämlich die, daß sobald eine bestimmte Ausbildung, oder mit anderen Worten ein „Typus“ erreicht ist, nun sofort der „Gestaltungstrieb“ daran geht „umzuschaffen das Geschaffene“ und an die Stelle des Einerlei das Vielerlei setzt, und zwar ohne, daß wir das etwa als durch Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen entstanden betrachten könnten.

Wohl aber ist es möglich, diese Variationen vom Typus abzuleiten. Aber auch dabei treffen wir, wie kurz dargelegt werden soll, im wesentlichen nur Rückbildungen an [1]).

Solche Rückbildungen treten bei manchen Pflanzen schon bei der Entstehung der Makrosporen auf, dann wenn die Tetradenbildung ganz oder teilweise unterdrückt wird oder wenn zwar eine zweimalige Kernteilung erfolgt, aber keine Abgrenzung der Zellen durch Wände eintritt. Es wurde das auch für die Mikrosporen von Cyperaceen angeführt. Eine Mikrospore, wie die in Fig. 1560, *IV* abgebildete, können wir als eine „Cöno-Mikrospore“ bezeichnen, da sie ja eigentlich vier Mikrosporen entspricht, die sich nur nicht voneinander gesondert haben. Ebenso gibt es auch Cöno-Makrosporen, d. h. die Makrosporenmutterzelle vollzieht zwar eine zweimalige Kernteilung aber wird nicht durch Wände geteilt (Fig. 1600). Nun sind zwei Fälle möglich: entweder es entwickelt sich von den vier Kernen (wie bei der Isolepis-Mikrospore Fig. 1560, *5*) nur Ein Kern weiter, oder es teilen sich mehrere, im höchsten Falle alle vier. Dann entstehen Cöno-Makrosporen mit zunächst acht, dann sechzehn Kernen

[1]) Vgl. p. 351.

(Fig. 1600, *d*). Hierbei hat es dann meist sein Bewenden. Wir haben hier Zweierlei, einmal eine Hemmung der Wandbildung bei der Teilung der Makrosporenmutterzelle, dann eine Hemmung in der Zahl der Teilungen ihrer Tochterkerne. Eine solche Hemmung kommt auch bei normal (d. h. aus Einer Zelle eine Tetrade) entstandenen Makrosporen vor. Sie tritt in verschiedener Richtung auf: bald gehen von den nach dem „Achter-

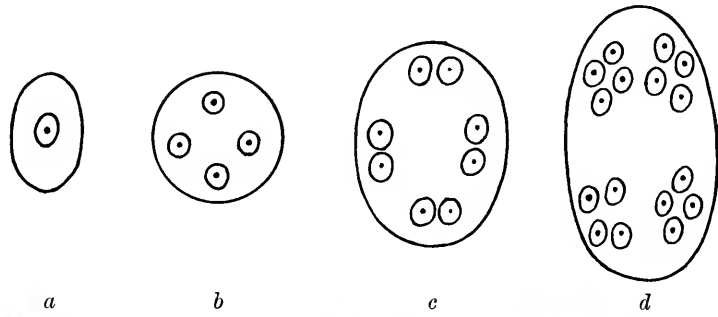


Fig. 1600. Schema für die Kernteilungen in einer Cöno-Makrospore, bei der alle 4 Kerne sich gleichmäßig weiter teilen. *a* Makrosporenmutterzelle. *b* Teilung in 4 (potentielle) nicht voneinander durch Wände getrennte Makrosporenkerne, also 4kernige Cöno-Makrospore. *c* und *d* weitere Kernteilungen in dieser. (Aus Lotsy, Vortr. ü. bot. Stammesgesch. III.)

Typus" entstandenen Kernen noch alle in die normale Weiterentwicklung über, aber die Antipoden-Triade geht bald zugrunde, bald kommt der Achtertypus deshalb nicht zustande, weil die Zahl der Kernteilungen in der Makrospore vermindert wird.

Daß es sich um Variationen handelt, läßt sich namentlich auch daraus entnehmen, daß sie neben dem Normal-Typus in ein und derselben Familie vorkommen können.

Arnoldi [1]) weist z. B. darauf hin, daß in dem inneren Aufbau der Makrosporen der Euphorbiaceen große Schwankungen vorkommen. Die meisten untersuchten Formen zeigen das „normale" Verhalten (also zwei „Triaden" und zwei „Polkerne"). Von hier aus gehen nach zwei Richtungen hin Veränderungen vor sich: einmal nach einer Verminderung der Kernzahl sodann nach einer „Vermehrung". Die erstere betrifft namentlich die Antipoden. Diese sterben bei Glochidion und Trigonostemon frühe ab. Wir sehen darin den Ausdruck einer Reduktion des chalazalen Poles der Makrosporen. Bei Pedilanthus entwickeln sie sich überhaupt nicht, doch sind in der Makrospore 5 Kerne, von denen drei den Eiapparat bilden, zwei sich zum sekundären Embryosackkern vereinigen. Bei Codiaeum und Ceramanthus bilden sich überhaupt nur 4 Kerne (drei für den Eiapparat, einer als „sekundärer aber einfacher" Embryosackkern), wie das (nach Modilewski) auch bei den Onagrariaceen vorkommt.

Wir werden bei der viel größeren Bedeutung des Mikropylarpols der Makrospore erwarten können, daß wenn eine Reduktion stattfindet, sie ihn weniger trifft, als den Chalazapol. Das ist auch meist der Fall. Wenn wir z. B. 5 Kerne antreffen, so können diese (wenn wir den Mikropylarpol voranstellen) entweder 3 + 2, 4 + 1, 2 + 3, 1 + 4 sein. Tatsächlich sind aber nur die beiden ersteren beobachtet. Ebenso können

[1]) W. Arnoldi, Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Extrait du musée botanique de l'académie imp. des scienc. de St. Petersbourg, livr. IX (1912).

4 Kerne 3 + 1, 2 + 2, 1 + 3 sein. Auch hier treten nur die beiden ersten Kombinationen auf. Diese entsprechen, abgesehen von der gleichmäßigen Reduktion, welche 2 + 2 ergibt, der allgemeinen Förderung des Mikropylar-Poles, wie sie sich in der dort stattfindenden Embryobildung am auffallendsten äußert. Der äußerste Grad der Reduktion würde sein, daß der Kern der Makrospore sich nicht mehr teilt, sondern in den Mikropylarpol wandernd zum Kern der Eizelle wird. Ein solcher Fall scheint aber bis jetzt nicht bekannt zu sein.

Die scheinbare Vermehrung der Kerne in einer Makrospore soll später besprochen werden. Es sei nur erwähnt, daß bei den Euphorbiaceen auch Makrosporen, die bei der Keimung 16 Kerne bilden, sich vorfinden. Das erfolgt innerhalb einer Gattung, deren untersuche Arten meist die „typische“ Zahl aufweisen. Nichts deutet aber darauf hin, daß diese Arten mit 16 kernigen Makrosporen „primitiver“ seien, als die anderen.

Folgende Variationen seien angeführt [1]).

A. Weniger als acht Kerne bei der Teilung gebildet.

Für Pedilanthus wurden fünfkernige Makrosporen angeführt. Dasselbe findet sich (nach Treub) bei Garcinia. Von den zwei Paaren von Kernen teilt sich bei letzterer das chalazale überhaupt nicht mehr, im mikropylaren nur Ein Kern. Die beiden chalazalen scheinen den sekundären Embryosackkern zu ersetzen. Offenbar wird hier also der chalazale „Pol“ bald ausgeschaltet (also 3:2, bei Pedilanthus vielleicht 4:1).

Oenothera: Normale Tetradenteilung der Makrosporenmutterzelle [2]). Eine Tochterzelle wird zur Makrospore, sie bildet 4 Kerne: drei zum Eiapparat, einen zum Polkern (3:1). Ebenso verhält sich Codiaeum (nur wird hier nicht wie bei Oen. die untere, sondern die obere Zelle der Tetrade zur Makrospore). Dasselbe bei Cypripedium, doch teilt sich MM nur einmal, die untere Tochterzelle wird zur Makrospore und erhält 4 Kerne.

Helosis: Die Teilung der MM unterbleibt ganz, 4 Kerne wie bei Cypripedium.

Diese Makrosporen entwickeln also alle bei der Keimung nur einen aus zwei Synergiden und einer Eizelle bestehenden Eiapparat und einen (einfachen) Polkern, gleichgiltig wie sie selbst entstehen. Die bei der Makrosporenkeimung entstandenen vier Kerne können sich aber auch anders anordnen.

Bei Plumbagella micrantha fand Dahlgren, daß die MM Zelle ohne Tetradenteilung keimt. Sie bildet 4 Kerne (2 + 2): einer wird zum Eikerne, zwei sind Polkerne, einer bildet die einzige Antipodenzelle. Hier sind also beide Pole gleichmäßig reduziert. Womit es zusammenhängt, daß in den vierkernigen gekeimten Makrosporen, bald die Antipoden, bald die Synergiden ausfallen können, ist unbekannt. Daß es auch „so geht“, zeigt die anscheinend normale Weiterentwicklung solcher vierkerniger Samenanlagen zum Samen.

B. Andererseits gibt es auch Makrosporen mit mehr als acht Kernen. Es ist für deren Auffassung von Bedeutung, daß sie scheinbar ohne Tetradenteilung aus der Maktrosporenmutterzelle hervorgehen. Ohne Tetraden-

---

[1]) Vgl. z. B. Palm, Studien über die Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm 1915. E. Jacobsson Stiany Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen I. Sitz.-Ber. der Wiener Akad., 125. Bd., 1916. — Ferner: J. L. Rutgers, The female gametophyte of Angiosperms. Dissert. Utrecht 1923. — Letztere Arbeit, welche auch zahlreiche Literaturnachweise enthält, erschien erst nach Abschluß des vorliegenden Heftes und konnte daher nicht mehr benützt werden. Nachtr. Anm.

[2]) Im folgenden als MM bezeichnet.

bildung entstandene Makrosporen können typisch (d. h. mit acht Kernen) keimen. Sie erfahren dann die Reduktionsteilung bei der Keimung. Aber eine Makrosporenmutterzelle, in der (weil keine Zellwände auftreten) scheinbar die Tetradenteilung unterbleibt, kann sich anders verhalten.

So z. B. treten in der Makrospore der Penaeaceen 16 Kerne auf, wie wir es oben (p. 1750) für eine Cöno-Makrospore mit gleichmäßiger Weiterentwicklung der Tochterkerne angenommen haben. Die Polarität in dieser Cöno-Makrospore ist, wie es scheint, nur wenig entwickelt — eine Verschiedenheit von „Eiapparaten" und Antipodengruppen tritt deshalb äußerlich wenigstens nicht deutlich hervor (Fig. 1601). Die 4 freien Kerne verschmelzen zum „Cönokaryon" der Cöno-Makrospore. Es ist dies ein neuer Hinweis darauf, daß es sich nicht um eine gewöhnliche Makrospore mit 16 Kernen, sondern um 4 nicht durch Zellwände getrennte (also in einer Cöno-Makrospore liegende) Makrosporen mit je 4 Kernen handelt. Wenn das erstere zutreffen sollte, müßte man erwarten, daß 16 kernige Makrosporen auch bei solchen auftreten, die aus einer der vier Zellen der gewöhnlichen Tetradenbildung hervorgegangen sind. Derartige Fälle sind aber, wie es scheint, nicht beobachtet worden. Wohl aber kommt es auch bei gewöhnlichen Tetradenbildungen vor, daß mehr als eine Tochterzelle der Tetrade Keimungserscheinungen aufweist. So z. B. bei Emilia sagittata[1]), gelegentlich auch bei Lathraea squamaria[2]) u. a. Es können auch Übergänge zwischen der Bildung gewöhnlicher Tetraden und der einer Cöno-Makrospore auftreten. So z. B. dann, wenn die Teilungswände zwischen den 4 Tetradenzellen angelegt, aber (ähnlich wie die zwischen „generativer und vegetativer" Zelle) in den Mikrosporen wieder aufgelöst werden[3]).

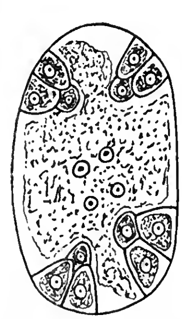


Fig. 1601. Schema für das Verhalten einer Cöno-Makrospore einer Penaeacee (aus Lotsy, Vortr. über bot. Stammesgesch. III), 4 Dreiergruppen, 4 „Polkerne" (welche später miteinander verschmelzen).

Nehmen wir an, daß in dem typischen Fall — dem also, bei welchem nur in Einer Tetradenzelle Kernteilung und Weiterentwicklung eintritt — dies darauf beruhe, daß nur dieser Zelle die die Kernteilung veranlassenden „Hormone" zu Gebote stehen, so können wir uns weiter vorstellen, daß, wenn bei der Tetradenteilung die Wandbildung unterbleibt, diese Hormone nun auf alle vier Kerne einwirken und diese zur Teilung veranlassen können. Jeder erfährt dann eine zweimalige Teilung. Natürlich ist es auch denkbar, daß nur eine einmalige auftritt. Aber derartige Makrosporen werden von den gewöhnlichen achtkernigen nicht leicht unterscheidbar sein.

Entstehen bei der Kernteilung „Vierergruppen", so können diese durch die in der Makrospore herrschende Polarität verschieden stark beeinflußt werden: entweder weisen sie noch eine gewisse Selbständigkeit auf, und suchen sozusagen noch (wie in einer einfachen 3 + 1 kernigen Makrospore) Eiapparate auf eigene Faust aufzubauen, oder sie werden von vornherein zu der sonst üblichen Anordnung in der Makrospore genötigt.

---

[1]) Palm, a. a. O.

[2]) E. Schmid, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Diss. Zürich 1906.

[3]) So z. B. bei Peperomia hispidula nach Johnson, The structure and seed — development of Peperomia hispidula. Americ. journ. of botany 1914.

Während bei den Penaeaceen die vier potentiellen Makrosporen noch sich in den eiapparatähnlichen „Vierergruppen" erkennen lassen, also sich noch getrennt halten, ist dies bei Gunnera macrophylla [1]) nicht mehr der Fall. Auch hier unterbleibt bei der Tetradenbildung die Wandbildung und es entstehen in der Makrospore 16 Kerne. Nun tritt aber eine polare Lagerung ein. Am Mikropylarende liegen 4 am entgegengesetzten 12 Kerne. Von ersteren bilden drei einen normalen Eiapparat, der vierte ist ein Polkern. Der zweite Polkern entsteht aus der Verschmelzung von sechs oder zwölf Kernen am Antipodenpol, die anderen bilden sechs Antipoden. So kommt eine Cöno-Makrospore zustande mit einem normalen Eiapparat, einem aus 6 Kernen verschmolzenen sekundären Embryosackkern und sechs Antipoden. Wenn dieser (falls Befruchtung eintritt) mit einem der beiden Spermakerne verschmilzt, so ist daraus das hervorgehende Endosperm oktoploid.

Schon diese Kernverschmelzungen weisen darauf hin, daß auch bei Gunnera kein „primitiver" sondern ein stark abgeleiteter Vorgang vorliegt. Die Pflanze muß die überzähligen Kerne sozusagen erst wieder zu dem typischen Verhalten umordnen und zusammenschmelzen. In der Cöno-Makrospore macht sich dabei eine stärkere Polarität geltend als bei den Penaeaceen. Damit ist eine Annäherung an das normale Verhalten verbunden. Die Pflanze hilft sich also damit, daß sie die Zahl der Kerne durch Verschmelzung verringert. Die Keimung aller vier Makrosporen stellt einen mißlungenen Versuch der Weiterentwicklung dar.

Auf das Verhalten von Peperomia, welches durch Campbell, Johnson u. a. näher bekannt wurde, kann nicht näher eingegangen werden. Verf. hält es ebensowenig für ein „primitives" wie das von Euphorbia procera, das zum Vergleich mit dem der oben erwähnten Euphorbiaceen hier noch angeführt werden mag [2]). Bei der Makrosporenbildung unterbleibt die Zellwandbildung zwischen den vier Tochterkernen. Es treten in der Cöno-Makrospore 16 Kerne auf. Aus diesen entstehen vier „Triaden" und vier Kerne verschmelzen zum sekundären Embryosackkern. Aber nur in der an der Mikropyle befindlichen „Triade" wird die Eizelle befruchtet — die „Polarität" der Makrospore spricht sich also deutlich aus. Die anderen drei Triaden gehen zugrunde.

Schließlich sei erwähnt, daß eine Variation auch bei sonst typischer Makrosporenkeimung bei den Antipoden angegeben wurde, insofern als ihre Zahl eine größere, als die typische Dreizahl sein soll. Schon Hofmeister hat dafür bei Monokotylen Beispiele angeführt (z. B. Zea Mays). Besonders auffallend verhalten sich Sparganium und Lisochiton, wo die Antipoden nach Campbell durch die Befruchtung zur Weiterentwicklung angeregt werden. Es finden sich bis 150, die sich noch lange erhalten. Es ist aber kaum zu bezweifeln, daß diese Kerne (bzw. Energiden) anders aufgefaßt werden müssen. „Die mächtig vermehrten Antipoden, die sowohl Sparganium als auch die Araceen Symplocarpus und Lisochiton u. a. kennzeichnen sollen, sind in der Tat sicherlich ein endospermaler Basalapparat von ähnlichem Typus wie bei Tillandsia, Xyris" [3]). Ihrer Funktion nach entsprechen sie den Endospermkernen, die sich, z. B. bei Capsella bursa pastoris, am Chalazaende der Makrospore anhäufen. Sie sind wohl ebenso, wie sonst die Antipoden beim Stoffübertritt aus der Chalazagegend

---

[1]) Vgl. A. Ernst, Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Gesellsch XXVI a (1908).

[2]) Modilewsky, Zur Embryobildung von Euphorbia procera. Ber. d. d. bot. Gesellsch. XXVII (1909), p. 21.

[3]) Palm, a. a. O. p. 21.

des Nucellus in die Makrospore beteiligt. In anderen Fällen z. B. bei Bellis perennis kommt indes eine — freilich nicht sehr weitgehende — Vermehrung der Antipoden durch Teilung vor.

Überblicken wir die kurz angeführten Variationen in der Keimungsart der Makrosporen, so haben, wie mir scheint, die neueren Untersuchungen, die in der 1. Aufl. (1901, p. 800) ausgesprochene Ansicht bestätigt, daß die Variationen in der Keimungsweise der Makrosporen „weder zu phylogenetischen Schlußfolgerungen berechtigen, noch uns eine tiefere Einsicht in die bei der Keimung der Makrosporen stattfindenden Verhältnisse geben". Wir können wohl die Variationen innerhalb eines bestimmten Verwandtschaftskreises vom „Typus" ableiten, aber die Versuche „primitive" Typen nachzuweisen sind nicht geglückt, es handelt sich vielmehr auch bei den Variationen des Keimungsvorganges um Hemmungen und Rückbildungen, auf deren weite Verbreitung in diesem Buche ja oft genug hinzuweisen war.

§ 11. Nackte Samenanlagen.

Rückbildungen und Entwicklungshemmungen, wie sie oben für den Keimungsvorgang der Makrosporen dargestellt wurden, treffen wir auch in der Gesamtgestaltung der Samenanlagen. Sie sprechen sich darin aus, daß zunächst die Integumentbildung unterdrückt wird — die Samenanlagen also „nackt" sind —, und daß schließlich die Ausgliederung der Samenanlagen als besondere Gewebekörper ganz unterbleibt, die Makrosporangien sind dann in das Gewebe des Makrosporophylls versenkt.

A. Monokotylen. Besonders merkwürdig sind die Samenanlagen von Crinum. Obwohl diese Amaryllidacee weder ein Parasit noch ein Saprophyt ist, besitzt sie — wie Verf. in Übereinstimmung mit PRILLIEUX und A. BRAUN, aber abweichend von HOFMEISTER früher hervorhob [1]), keinerlei Integumentanlagen. Die Samenanlagen treten als wenig ausgegliederte auch nicht von einem Funiculus getragene Hervorwölbungen an den Placenten auf. Nicht selten enthalten sie mehr als eine Makrospore. Irgendwelche „Bezüge" für die Nichtentwicklung der Integumente (etwa besondere Einrichtungen zur Leitung der Pollenschläuche) sind nicht bekannt, die Erfahrung zeigt nur, daß diese auch ohne Mikropyle die Makrosporen erreichen. Der Mangel der Integumente bedingt natürlich auch den einer Samenschale. Dieser wird dadurch ersetzt, daß das Endosperm (welches den Nucellus schon frühzeitig durchbricht und zerstört) auf seiner Außenfläche einige Lagen von Korkzellen bildet. Mit dem Mangel einer Samenschale hängt es auch wohl zusammen, daß das Endosperm von Crinum in seinen äußeren Zellschichten ergrünt. Da es sehr wasserreich ist, entwickeln sich die Embryonen in ihm ohne Ruheperiode und ohne Wasserzufuhr weiter.

Da die übrigen Amaryllidaceen 1—2 Integumente haben, dürfen wir wohl deren Mangel bei Crinum als eine „Verlust-Mutation" betrachten.

Gleichfalls integumentlose Samen besitzt (nach STAPF), wie schon oben angeführt wurde, die merkwürdige Bambusee Melocanna. Sonst besitzen die Samenanlagen der Gräser zwei Integumente, von denen das äußere zuweilen z. B. bei Zea Mays, unvollständig ausgebildet ist. Wenn wir auch die Ursache des vollständigen Verkümmerns der Integumente bei Melocanna nicht kennen, so ist es doch begreiflich, daß in einer Familie, welche die Integumente meist nicht mehr zur Bildung der Samenschale benützt, deren teilweise oder vollständige Verkümmerung eintreten konnte.

---

[1]) GOEBEL, Pflanzenbiolog. Schilderungen I (1889), p. 128 ff.

B. Auch bei Dikotylen lassen sich zunächst einige Beispiele von autotrophen Formen anführen, welche nackte Samenanlagen besitzen. Die meisten allerdings finden sich bei Parasiten und Saprophyten.

a) Bei den Rubiaceen Houstonia coerulea und H. longilia finden sich im Fruchtknoten verhältnismäßig kleine Samenanlagen ohne Integument [1]).

b) Bei einigen, gewöhnlich zur Familie der Olacineen gerechneten Pflanzen haben VALETON und VAN TIEGHEM [2]) gleichfalls integumentlose Samenanlagen nachgewiesen, so bei Olax, Liriosma, Schoepfia, während andere Angehörige dieser Familie (im alten Sinne) Samenanlagen mit einem oder zwei Integumenten haben. Eine parasitische oder saprophytische Lebensweise der mit integumentlosen Samenanlagen versehenen Olacineen ist bis jetzt nicht nachgewiesen.

c) Gentianeen. Während die übrigen Gentianeen Samenanlagen mit einem Integument besitzen, werden die Samenanlagen des saprophytisch lebenden Leiphaimos als nackt beschrieben [3]). Sie finden sich im Fruchtknoten in ungemein großer Menge, sind langgestreckt, enthalten aber eine normal gebaute und normal (durch „Tetradenteilung") entstehende Makrospore. Ich hatte vor Jahren Gelegenheit, in Venezuela (beim Aufstieg auf die Cumbre de San Hilario) L. azureus zu sammeln, welcher mit seinen blauen Blüten den schattigen Waldboden schmückte, zusammen mit einer Anzahl monokotyler Saprophyten. Nach Untersuchung eines freilich nur spärlichen Materials scheint mir doch eine Andeutung eines Integuments und einer Mikropyle (als seichte, leicht zu übersehende Einsenkung) vorhanden zu sein (Fig. 1602, *Mi*). Schon JOHOW [4]) hat bemerkt, daß die Samenanlage (nach der Gestaltung der Makrospore) eigentlich einer anatropen entspreche. Ich möchte den terminalen Auswuchs der Samenanlagen als dem Integument bzw. der Chalazaregion angehörig betrachten, das hier im übrigen auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Der äußerst rudimentäre Nucellus erfährt hier nicht wie sonst bei den anatropen Samenanlagen eine Drehung, aber er entwickelt sich von vornherein so wie ein umgewendeter. Die Mikropylenandeutung ist auch in den reifen Samen noch wahrnehmbar als eine einseitige, flach muldenförmige

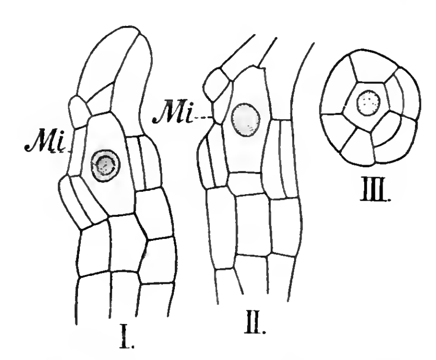


Fig. 1602. Leiphaimos azurens (Venezuela 1890). *I* u. *II* Längsschnitte, *III* Querschnitt durch Samenanlagen mittlerer Entwicklung (mit Makrosporenmutterzelle), *Mi* rudimentäre Mikropyle.

---

[1]) F. E. LLOYD, The comparative embryology of the Rubiaceae. Memoirs of the Torrey botanical club, Vol. VIII (1902).

[2]) S. I, p. 129 ff. Vgl. ferner die von A BRAUN im Anhang zu seiner Abhandlung „Ueber Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne" (Abh. der Berliner Akademie, 1859) angeführte Literatur.

[3]) D. h. also die Anlegung eines Integuments kann unterbleiben, weil die ganze Ökonomie des Samens so eingerichtet ist, daß die Samenschale, die ihn sonst während der Ruheperiode schützt, entbehrlich ist.

[4]) JOHOW, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Jahrb. f. wissensch. Bot., XVI, p. 442 ff. Neuerdings wird in der 1. Aufl. als Voyria azurea bezeichnete Pflanze in die Gattung Leiphaimos gestellt. Von Voyria coerulea bildet SVEDELIUS (Bihang till K. Svenska Akad. Handlingar 24, III, 1902) Samenanlagen mit dickem Integument ab. Die holosaprophytischen Gentianaceen scheinen sich also verschieden zu verhalten.

Vertiefung auf einer Seite des Samens. Nach dieser hin liegt, wie es scheint, auch die Anlagestelle des außerordentlich winzigen Embryos. Der Samen selbst war bei dem von mir gesammelten und untersuchten L. azureus außerordentlich klein (Länge etwa 1 mm, größte Breite aber 0,05 mm), während der Funiculus und das Endanhängsel (welche offenbar der Verbreitung dienen) sehr lang sind (Fig. 1603). Dieses Verhalten zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem unten zu schildernden von Balanophora. In beiden Fällen befindet sich die Makrospore in einem Zellkörper, der an seinem vorderen Ende einen Auswuchs bildet. Doch möchte ich annehmen, daß es sich nur um eine äußere Ähnlichkeit, nicht um eine wirkliche Übereinstimmung des Aufbaues handelt. Wie bei dem holosaprophytischen Leiphaimos treffen wir auch bei vielen anderen Saprophyten und Parasiten (z. B. Orchideen, Burmanniaceen, Orobancheen, Rafflesiaceen) zahlreiche kleine mit unvollständig ausgebildeten Embryonen versehene Samen an. Daß die große Anzahl dieser Samen und ihre geringe Größe die Wahrscheinlichkeit des Auffindens der bei diesen Pflanzen für die Keimung maßgebenden Bedingungen (Vorhandensein des symbiontischen Pilzes bei Saprophyten, Erreichen der Nährpflanze bei Parasiten usw.) erhöht, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Aber damit ist das Auftreten nackter Samenanlagen nicht „erklärt“. Die große Mehrzahl auch der Parasiten und Saprophyten hat die Integumentbildung beibehalten. Wenn sie bei Leiphaimos und anderen fehlt, so ist dies nicht erfolgt, weil das Integument nicht mehr in Anspruch genommen wurde oder überflüssig geworden war.

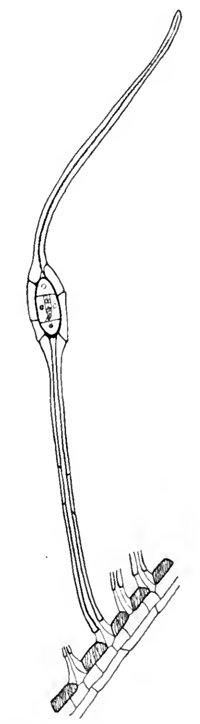


Fig. 1603. Leiphaimos azureus (San Esteban 1890). Längsschnitt durch einen noch an der Placenta festsitzenden (wahrscheinlich noch nicht ganz reifen) Samen der aus wenig Zellen bestehende Embryo liegt mitten im Endosperm. An der Basis des Funiculus eine durch dünnwandige Zellen gegebene Ablösungsstelle. Vergr. ca. 92.

Es ist ja bei der unter denselben Verhältnissen (gleichfalls holosaprophytisch lebenden) Gentianacee Voyria noch vorhanden — ebenso bei vielen anderen Holosaprophyten. Vielmehr werden wir nur sagen können, daß die allgemeine Reduktion der Samenanlage bei Leiphaimos auch auf das Integument sich erstreckt und daß der Samen, trotzdem er keine eigentliche Samenschale besitzt, unter den eigenartigen Lebensbedingungen (er wird wohl bald auf den feuchten Waldboden gelangen und in diesem liegend wie ein Orchideensamen sich verhalten) für die Verbreitung der Pflanze geeignet ist.

Verbreiteter sind „nackte“ Samenanlagen noch in Schließfrüchten, bei denen der Mangel einer Samenschale durch das Perikarp ersetzt werden kann, bei einigen (offenbar untereinander nahe verwandten) Gruppen parasitischer Dikotylen der Santalaceen, Loranthaceen, Balanophoraceen und Prosopancheen.

Die merkwürdigen Verhältnisse wurden zuerst durch Hofmeister[1]) näher bekannt, dessen Untersuchungen später durch die von Van Tieghem[2]),

---

[1]) W. Hofmeister, Neue Beiträge . . . Abh. der K. Sächs. Ges. der Wissensch. IV, 1859.

[2]) Van Tieghem, Sur les phanérogames à ovules sans nucelle, formant le groupe

GUIGNARD[1]), TREUB, LOTSY, ERNST u. a. ergänzt und teilweis berichtigt wurden. Den Anfang mögen die Santalaceen machen. Es sind dies Wurzelschmarotzer, die aber noch chlorophyllhaltige Blätter und verhältnismäßig vollständig ausgestattete Blüten besitzen [2]). Diese haben (was auch für die andern erwähnten Familien gilt) eine einfache Blütenhülle mit den Perigonblättern opponierten Staubblättern. In dem unterständigen Fruchtknoten finden sich bei Thesium auf einer freien Centralplacenta drei nackte Samenanlagen, deren jede einem der drei Fruchtblätter gegenübersteht. Eine kleine Einsenkung an der Spitze dieser Samenanlagen kann man wohl, wie bei Leiphaimos, als Rest einer Mikropyle betrachten, es würden dann die Santalaceen die Andeutung eines dicken Integuments besitzen. Daß die Makrospore an ihrem basalen Ende ein Haustorium bildet, welches tief in die Placenta eindringt, ist eine Eigentümlichkeit, die auch sonst, namentlich bei den Sympetalen, weit verbreitet ist, daß sie an der Spitze (wo die Endospermbildung stattfindet) aus der Samenanlage hervorwächst, findet sich z. B. auch bei Torenia. Bei Thesium hängt dies wahrscheinlich mit der rudimentären Ausbildung der ganzen Samenanlage zusammen. Daß zwischen dieser rudimentären Ausbildung und der Zahl der Samenanlagen keine Beziehung besteht, ist klar. Von den drei Samenanlagen bildet sich nur eine einzige zum Samen aus. Dessen Umhüllung wird von der Fruchtknotenwand gebildet, da eine Samenschale gar nicht vorhanden ist. Auch in der Fruchtbildung ist also eine Reduktion wahrnehmbar (vgl. p. 1651 ff.). WARMING[3]) nimmt bei Thesium ein rudimentäres Integument an, da die äußeren Zellen um die Nucellusspitze herum perikline Teilungen aufweisen.

Weitere Reduktionen sind möglich durch Verringerung der Zahl der Samenanlagen und der Ausbildung der Centralplacenta. Tatsächlich scheinen solche schon bei den Santalaceen vorzukommen — in besonders eigenartiger Ausbildung treten sie bei den Loranthaceen auf. Bei der in Westaustralien von mir gesammelten Santalacee Exocarpus war in der Mitte des Fruchtknotens (dessen Höhle später durch Verwachsung vollständig geschlossen wird) nur Eine Samenanlage wahrnehmbar, deren Weiterentwicklung wegen Unvollständigkeit des Materials nicht näher untersucht werden konnte. Es darf aber wohl angenommen werden, daß die an der Centralplacenta allein übrig gebliebene Samenanlage an der ersteren endständig geworden ist.

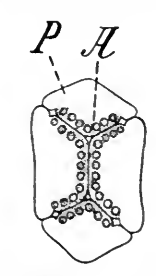


Fig. 1604. Querschnitt durch eine männliche Blüte von Viscum album nach JOST. Die polysporangiaten Antheren (A) sind mit den Perigonblättern (P) verwachsen.

Loranthaceen. Die Loranthaceen haben getrenntgeschlechtige Blüten, die aber dieselben Stellungsverhältnisse aufweisen, wie bei den Santalaceen. Nur tritt bei Viscum z. B. eine so innige Verschmelzung der multisporangialen Staubblätter mit den ihnen gegenüberstehenden Blütenhüllblättern ein (Fig. 1604), daß HOFMEISTER, VAN TIEGHEM und JOST in diesem Verschmelzungsprodukt nur ein einziges Blattorgan sehen zu sollen glaubten. Der Verf. kann darin (ebenso wie EICHLER) nur eine Rückbildungserscheinung sehen, wie wir sie auch im Gynaeceum in noch höherem Maße antreffen. Aus diesem Grunde wurde hier darauf hingewiesen. Wir sehen — bei den einzelnen Gattungen

des Innucellés ou Santalinées, in Bull. Soc. bot. de France, T. XLIII, p. 543. Vgl. auch ENGLER, in Nachträge zum II.—IV. Teil der Nat. Pflanzenfam., p. 144.

[1]) Vgl. GUIGNARD, Observations sur les Santalacées. Ann. des scienc. nat., Sér VII, T. II, p. 181 ff. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Die Blütenbildung ist hier zu erwähnen, weil auch in ihr sich eine ähnliche Rückbildung geltend macht, wie bei den Samenanlagen.

[3]) E. WARMING, de l'ovule Ann. d. sc. nat. bot. VI Sér. t. 5 (1870) p. 175.

in verschiedenem Ausmaß — sowohl im Androeceum als im Gynaeceum Rückbildungen auftreten.

Was das letztere betrifft, so sind die Samenanlagen aller untersuchten Formen nackt. Die Rückbildung äußert sich namentlich in der Gestaltung der Placenta. Wir können ausgehen von den Loranthaceen, bei denen noch eine deutlich wahrnehmbare Centralplacenta vorhanden ist. Bei Loranthus sphaerocarpus erhebt sich am Grunde der Fruchtknotenhöhle eine freie Centralplacenta, die einige sehr rudimentäre, integumentlose Samenanlagen hervorbringt und später vollständig mit der Innenfläche des Fruchtknotens verwächst, so daß die Makrosporen dann scheinbar einem, den Fruchtknoten erfüllenden Gewebe eingebettet sind.

Viel weiter geht die Reduktion bei Viscum articulatum und Loranthus pentandrus: es werden eine Centralplacenta und — wenn auch noch so rudimentäre aber doch als gesonderte Sprossungen erkennbare — Samenanlagen an ihr gar nicht mehr ausgebildet.

Viscum articulatum besitzt einen Fruchtknoten, gebildet aus zwei Fruchtblättern, welche so eng aneinander schließen, daß nur eine enge Spalte zwischen ihnen bleibt. Da, wo diese Spalte aufhört, also am Grunde des Fruchtknotens, gehen aus einigen plasmareichen Zellen, die nebeneinander liegen oder durch Parenchymzellen getrennt sind, mehrere Makrosporen hervor, von denen aber nur eine zur Weiterentwicklung gelangt. Vergleicht man dies (in ähnlicher Weise bei Loranthus pentandrus vorkommende) Verhalten mit dem von Lor. sphaerocarpus, so werden wir kaum zweifelhaft darüber sein können, daß es durch Reduktion aus jenem entstanden ist. Placenta und Samenanlagen sind dann aber nicht „kongenital“ mit dem Fruchtknotengewebe verwachsen, sondern überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen. Deshalb entstehen die Makrosporenmutterzellen der genannten Loranthaceen nicht in Samenanlagen, sondern im Blütengewebe unterhalb des Fruchtknotens. Es unterbleibt also die Ausgliederung gesonderter Makrosporangien hier vollständig, nur die Makrosporen kommen zur Entwicklung, zeigen aber, ebenso wie bei den Santalaceen, häufig eigenartige Wachstumserscheinungen, welche mit ihrer Ernährung in Beziehung stehen, die eine andere sein wird, als die in besser ausgestatteten Samenanlagen. Auch andere, unten anzuführende Beispiele zeigen uns, daß die Makrospore wie ein Parasit lebt, der seine Nahrung dort entnimmt, wo er sie am besten erreichen kann.

Die sonderbarste Ausbildung findet sich bei einigen Balanophoreen, namentlich der Gattung Balanophora selbst. Es sind zwei Erscheinungen, auf welche sich die zu schildernden Eigentümlichkeiten zurückführen lassen:

1. Es treten häufig „Verwachsungen“ auf, einerseits zwischen Samenanlagen und Plazenten, andererseits zwischen Plazenten und Innenwand des Fruchtknotens. Solche, im Verlauf der Einzelentwicklung noch nachweisbare Verwachsungen wurden schon für die Loranthaceen erwähnt. Sie können aber auch gleich von vornherein (also „kongenital“) auftreten (vgl. p. 351). So treten z. B. nach Solms-Laubach die Fruchtknotenhöhlen bei Rafflesia und Brugmansia als Spalten im Innern eines ursprünglich soliden Gewebekörpers auf, es wird also die Entwicklung des Fruchtknotens bedeutend gegenüber der normalen abgeändert. Bei Prosopanche Burmeisteri sind die Samenanlagen ganz der Placenta eingesenkt und mit dieser „verwachsen“. — Die Entwicklung ist leider nicht bekannt.

2. Daß Rückbildungen eingetreten sind, zeigt schon die Blütengestaltung mancher Balanophoreen. Während die männlichen Blüten z. B. bei Rhopalocnemis noch eine Blütenhülle haben, ist diese bei den weiblichen ganz verschwunden. Bei denen anderer Gattungen ist noch eine Andeutung davon wahrnehmbar.

In den weiblichen Blüten findet sich z. B. bei Lophophytum und Rhopalo-

cnemis deutlich eine „Centralplacenta“ mit zwei nackten Samenanlagen, von denen eine bei Rhopalocnemis zur Verkümmerung „neigt“. Also Verhältnisse wie sie denen bei den Santalaceen und Loranthaceen entsprechen — auch HELOSIS schließt sich (trotz des Widerspruchs von CHODAT und BERNARD) hier an.

Am Eigentümlichsten verhält sich Balanophora selbst. An den weiblichen Blüten ist weder eine Blütenhülle noch Fruchtblattbildung nachweisbar. Die ganze Blüte besteht aus einem Zellkörper, von dem eine hypodermale Zelle (Fig. 1605, *I*, *x*) zum Archespor wird, während die äußere Zellschicht zu einem langen, spitzen Fortsatz auswächst. Das ganze Gebilde erhält eine gewisse Habitusähnlichkeit mit einem Archegonium, es ist aber kein Halskanal vorhanden. TREUB und LOTSY wollen in dem, was wir als „Blüte“ bezeichneten, einen nackten Nucellus sehen. Balanophora wäre also „gymnosperm“ geworden. So sagt z. B. LOTSY [1]) „with Dr. TREUB I consider the flower of the Balanophorae to be reduced to a naked nucellus the style being a mere prolongation of that nucellus; according to us there are no carpellae [2]) any more in the genus Balanophora“. Ebensowenig wie zur Zeit der 1. Aufl. d. B. kann ich diese Meinung teilen, vielmehr betrachte ich wie damals das weibliche Organ von Balanophora als eine stark reduzierte weibliche Blüte. Allerdings werden Fruchtblätter als frei hervortretende Ausgliederungen nicht mehr angelegt. Aber der in Fig. 1605, *I* im Längsschnitt abgebildete Zellkörper entspricht meiner Ansicht nach einer, auch in bezug auf die Zellenzahl stark rückgebildeten weibliche Blüte, in der eine (mit Einer sehr reduzierten Samenanlage ausgerüstete) Centralplacenta den Blütenvegetationspunkt einnimmt. Die einem Archegonienhals gleichende Verlängerung dieses Zellkörpers (Fig. 1605, *II*) kann man als Rest eines Fruchtblattes, oder als eine Neubildung betrachten. Ersteres erscheint mir wahrscheinlicher. Später führt der Embryosack eine Krümmung aus, die wir wohl als eine Art Haustorialbildung betrachten dürfen.

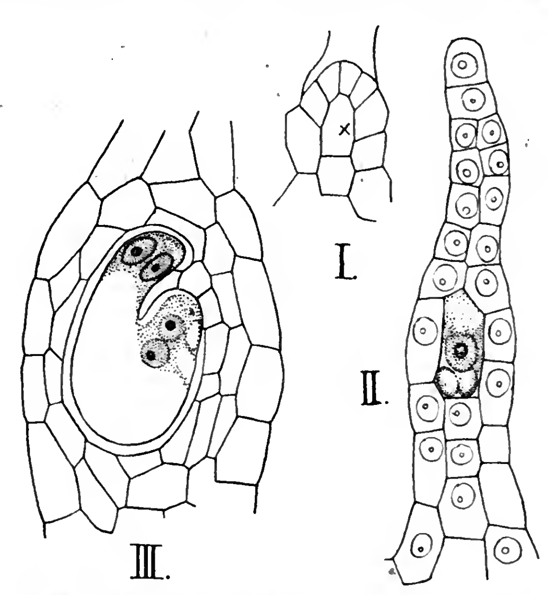


Fig. 1605. Balanophora elongata (nach TREUB). *I* Junges weibliches Organ im Längsschnitt (230×). *II* Älteres mit Archespor (punktiert) 300×. *III* Fast erwachsenes mit entwickeltem Embryosack, 300×.

Wenn ein Fruchtknoten nach dieser Annahme die sonst ihm eigene Gestalt und Ausbildung ganz verliert, so ist das ein Gegenstück zu dem, was über die Vegetationsorgane mancher Parasiten z. B. über die Wurzeln von

[1]) I. R. LOTSY, Rhopalocnemis phalloides JUENGH. a morphological study. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg XVII p. 78.
[2]) ? Wohl Druckfehler. G.

Cassytha früher (p. 1312) angeführt wurde. Hier wie dort handelt es sich unserer Ansicht nach nicht um eine mit dem parasitischen Leben im Zusammenhang stehende „Anpassung“, sondern um eine durch den Mangel bestimmter trophischer Reize (ein Mangel, der infolge der parasitischen Lebensweise eintrat) bedingte Rückbildung, die ohne Schaden für die Pflanze eintreten konnte, für sie aber keineswegs unmittelbar nützlich zu sein braucht.

Bei Balanophora geht die Rückbildung am weitesten. Unterdrückt werden in den weiblichen Blüten die Blütenhülle und die Sonderung von Fruchtblättern und Plazenten. Der ganze Blütenvegetationspunkt wird zur Bildung eines Organes verbraucht, das einem Gynaeceum entspricht, in welchem es nicht zur gesonderten Ausbildung von Fruchtblättern, Plazenten und Samenanlagen gekommen ist.

§ 12. Mittelbildungen zwischen Makro- und Mikrosporangien.

Die Sporangiennatur des Nucellus wird besonders deutlich dadurch erläutert, daß sich in ihm — in pathologischen Fällen — auch Mikrosporen ausbilden können. Ein solcher Fall wurde p. 1498 für eine Conifere, Picea alba beschrieben.

Dieselbe Erscheinung findet sich auch bei Angiospermen gelegentlich. So z. B. bei Knollen-Begonien, von denen in den Gärten viele Formen durch Kreuzung gezogen worden sind.

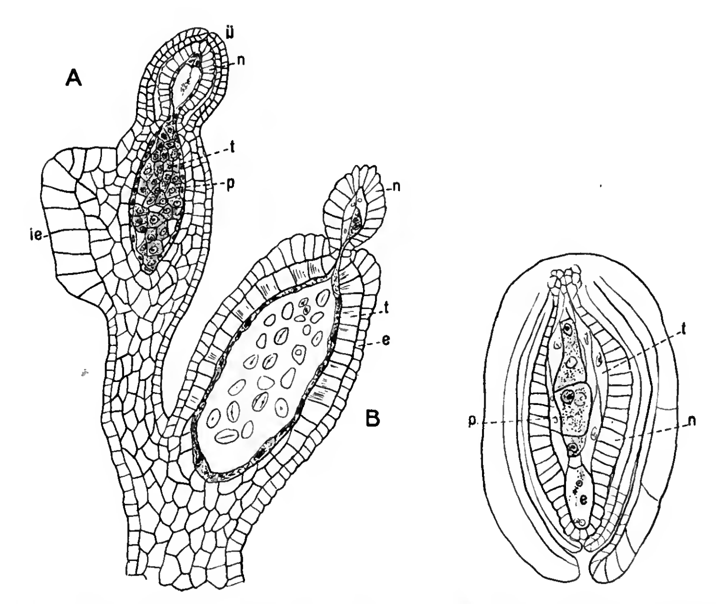


Fig. 1606. Mittelbildungen zwischen Makro- und Mikrosporangien bei einer gelbblühenden Knollen-Begonie. Links zwei atrop gebliebene Samenanlagen mit Pollenmutterzellen (*p*) (in *A*) und Mikrosporen (in *B*). Rechts Längsschnitt einer anatropen Samenanlage. (Nach W. Sandt, Flora 114, p. 366.)

Fig. 1606 zeigt solche Mittelbildungen von einer gelbblühenden Knollen-Begonie. In der mit *A* bezeichneten vermännlichten Samenanlage ist oben noch die vom inneren Integument (*Ji*) umgebene Makrospore vorhanden, die auch einen Eiapparat, sowie zwei Polkerne enthielt. Unterhalb der

Makrospore war eine größere Anzahl von Pollenmutterzellen ausgebildet. In der Samenanlage *B* ist die Makrospore noch mehr reduziert, die Samenanlage hat auch nicht mehr die zur Anatropie führende Keimung ausgeführt. Wie die Pollenmutterzellen entstanden sind, ließ sich nicht feststellen. Sie können aus Schwesterzellen der Makrospore oder unabhängig von ihr durch Fertilwerden sonst steril bleibender Zellen zustandegekommen sein.

§ 13. Das Verhalten der Makrosporen im heranreifenden Samen.

Schon vor der Befruchtung vergrößert sich vielfach die Makrospore auf Kosten der übrigen Zellen, die sie ganz oder teilweise zu ihrer Ernährung benützt und verdrängt.

Nach der Befruchtung ist das Baumaterial für das Endosperm und den Embryo herbeizuschaffen. Daß damit auch das weitere Wachstum der Makrospore in engster Beziehung steht, ist, seitdem der Verf. und einige seiner Schüler[1]) darauf hinwiesen, jetzt allgemein anerkannt, während man vorher z. B. die Auswüchse, die an manchen Makrosporen in sehr auffallender Weise auftreten, nicht als Haustorien betrachtet hatte. Es wurde entsprechend einer schon vor langer Zeit von Hofmeister gemachten Annahme auch oben schon darauf hingewiesen, daß die Antipoden bei der Stoffzufuhr in die Makrospore — die ja von der Chalazaregion her eine besonders starke sein wird — beteiligt seien.

Bei manchen Pflanzen sehen wir die Makrospore einfach sich vergrößern und die benachbarten Zellen verdrängen.

So ist es namentlich bei vielen Monokotylen, aber auch nicht wenigen Dikotylen.

In einer Anzahl von Fällen besitzt die Samenanlage eine durch ihren Plasmareichtum (offenbar auch durch ihre sonstige Inhaltsbeschaffenheit) und ihr ganzes Verhalten ausgezeichnete Zellschicht, die wir als „Epithel“ bezeichnen wollen[2]). Ihre Bedeutung kann bis jetzt nur aus mikroskopischen Beobachtungen erschlossen, nicht aber zweifellos nachgewiesen werden.

Die vom Verf. u. a. geäußerte Meinung, daß im Epithel ein der Ernährung

[1]) Vgl. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (1883) p. 401; Balicka Iwanowna, Etude sur le sac embryonaire, Flora 86 (1892); M. Merz, Samenentwicklung von Utricularia, Flora 84 (1897); F. X. Lang, Polypompholyx und Byblis, Flora 88 (1901); Billings, Beitr. zur Samenentwicklung, Flora 88 (1901).

[2]) Vielfach auch als „Tapete“ bezeichnet, ein Ausdruck, den man in rein funktionellem Sinn gewiß verwenden könnte. Ich habe früher (Vergl. Entwicklungsgesch., p. 407) darauf hingewiesen und auch oben betont, daß die Bezeichnung „Tapete“ eine funktionelle, nicht eine formal entwicklungsgeschichtliche sei, und daß es deshalb unberechtigt erscheine, die von dem Archespor abgetrennten sterilen Zellen (die ich als Schichtzellen bezeichnete, weil sie der Wandschicht des Makrosporangiums hinzugefügt werden), Tapetenzellen zu nennen. Ferner wurde a. a. O. auf das Vorhandensein einer „Tapete“ und die epithelähnliche Ausbildung derselben in den Samenanlagen hingewiesen, womit auch die ernährungsphysiologische Bedeutung angedeutet war. Diese Auffassung fand zunächst keine Berücksichtigung, ist aber durch spätere Untersuchungen bestätigt und näher begründet worden. M. Goldfuss hat auch, meinen Ausdruck acceptierend, die tapetenähnliche Verdauungsschicht als „assise epithéliale“ bezeichnet. Die Bezeichnung „Tapete“ könnte hier insofern zu Mißverständnissen führen, als sie in einem anderen Sinne als sonst angewandt werden müßte. Das Epithel der Samenanlagen ist ja nicht wie die Tapete bei der Entwicklung der Sporen, sondern bei ihrer Keimung beteiligt. Außerdem gehört das Epithel gar nicht immer dem Makrosporangium an (während wir eine Tapete nur innerhalb eines solchen finden), sondern kann auch auf dem Integument auftreten. Es scheint also zweckmäßiger, beide auseinander zu halten.

der Makrosporen und ihres Inhaltes dienendes Gewebe zu sehen sei, welches das außerhalb liegende Zellenmaterial verdränge, einschmelze und dessen Inhalt in die Makrospore überführe, ist mehrfach bestritten worden. Tatsächlich läßt sich ja aus morphologischen Beobachtungen (wie sie bis jetzt fast allein vorliegen) kein sicherer Schluß auf die Funktion ziehen. Man hat dem Epithel teils mechanische Funktion zugeschrieben („Schutz" der Makrospore und des jungen Endosperms), teils die, eine Art Schutzscheide zu bilden, welche die Abwanderung der im Endosperm verarbeiteten Nährstoffe in die umhüllenden Teile der Samenanlage verhindern soll. Das schließt W. MAGNUS [1]) namentlich daraus, daß das Epithel frühzeitig schon mit einer oft dicken Cuticula bedeckt sei. Dabei ist vorausgesetzt, daß die Cuticula tatsächlich impermeabel für diese Stoffe sei und daß diese beim Fehlen der Cuticula nach außen hin abwandern würden — was wohl auch erst noch zu prüfen wäre. Auch sonst findet, wie MAGNUS fand, vielfach eine Umkleidung des Nucellus mit einer Cuticula statt, sei es daß diese von der Außenseite des Nucellus selbst, oder von einem der Integumente geliefert wird. Mir scheint eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Epithels immer noch am wahrscheinlichsten — sei es nun daß man sie in einer verdauenden oder in einer nur Baustoffe zuführenden Funktion des Epithels sucht. Für diese Auffassung ist auch die Cuticularisierung des Epithels kein Hindernis, da es ja nach der Chalaza hin, von der aus die Zuleitung hauptsächlich erfolgt, nicht abgeschlossen ist. Was dagegen die Meinung betrifft, daß das Epithel der Makrospore als Schutz diene (etwa als eine weiter wachsende Scheide, innerhalb deren die Makrospore dann heranwachsen kann), so scheint mir das nicht recht mit den Eigenschaften der letzteren übereinzustimmen. Sie macht nichts weniger als einen schutzbedürftigen Eindruck — sie ist es ja, welche die anderen Zellen aufzehrt und ihre Polypenarme in Gestalt von Haustorien oft weit ausstreckt. Sollte sie wirklich ein zartes schutzbedürftiges Wesen darstellen, sie, die alles andere in ihrer Umgebung aufzehrt?

Darauf deutet (außer der oben erwähnten Inhaltsbeschaffenheit) namentlich die lange Dauer dieser Schicht (bei Linum ist sie noch im reifen Samen vorhanden, bei anderen bleibt sie wenigstens länger als andere Schichten erhalten) und die Tatsache hin, daß dort, wo die Makrospore Haustorien bildet, an den haustorienbildenden Teilen das Epithel fehlt. Wo es vorhanden ist, gehört es wohl meist dem inneren Integument an (bei Drosera z. B., wie es scheint, dem Nucellus), oder bildet die innerste Schicht des einzigen Integuments bei vielen Sympetalen. Nachgewiesen ist ein Epithel sowohl bei Choripetalen, z. B. Violaceen, Malvaceen, Geraniaceen, als bei vielen Sympetalen, indes ist es selbst innerhalb einer Familie (nach der üblichen Umgrenzung) nicht überall vorhanden. Es fehlt bei den Gentianaarten, findet sich aber bei Menyanthes, welche gewöhnlich als zu den Gentianeen gehörig betrachtet wird (Fig. 1607).

Das Vorhandensein eines Epithels kann kombiniert auftreten mit dem von H a u s t o r i e n. Diese finden sich in mannigfacher Gestalt. Sie durchwuchern in den meisten Fällen nur das Gewebe des Nucellus oder des Integuments, in extremen Fällen treten sie sogar außerhalb der Mikropyle auf. Von dem übrigen Teile des Embryosackes unterscheiden sie sich gewöhnlich dadurch, daß sie nicht in den bleibenden Aufbau des Samens miteinbezogen werden, wenigstens nicht oder nur vorübergehend mit Endosperm sich füllen.

---

[1]) W. MAGNUS, Die atypische Embryonalentwicklung der Podostomenaceen. Flora 106 (1916) p. 321.

Es mag genügen, einige wenige Beispiele anzuführen.

Bei einigen Pflanzen vergrößert sich die Makrospore bedeutend nach der Befruchtung. Es wird aber nur ein Teil von ihr mit Endosperm gefüllt, der übrige dient als Haustorium und wird später abgetrennt. So z. B. bei Linum [1]). Bei Torenia wächst der apikale Teil des Embryosackes schon vor der Befruchtung als Haustorium aus der Mikropyle hervor. Torenia gehört zu den Sympetalen, und bei diesen ist die Haustoriumbildung weit verbreitet [2]). Es sollen einige besonders auffallende Erscheinungen angeführt werden.

Fig. 1609 zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Samen von Byblis gigantea. Nur der mittlere Teil der Makrospore ist mit Endosperm gefüllt,

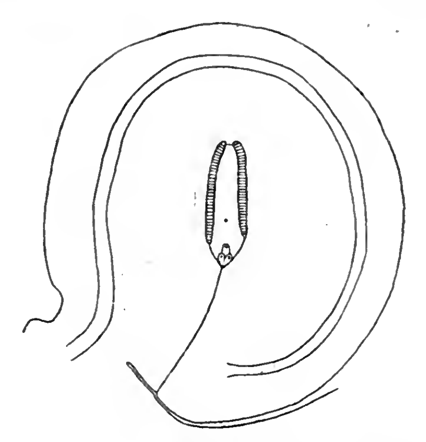


Fig. 1607. Längsschnitt durch eine Samenanlage von Menyanthes trifoliata (nach Billings). Es ist ein dickes Integument vorhanden, in welchem ein Leitbündel bis nahe zu der nach unten gerichteten Mikropyle verläuft. Die Makrospore füllt den Nucellus aus, sie ist umgeben von dem Epithel.

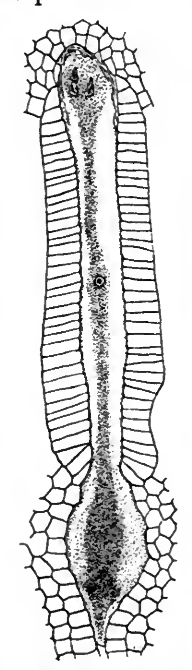


Fig. 1608. Längsschnitt durch die Makrospore von Myoporum serratum, sie ist von einem Epithel umgeben, mit Ausnahme der oberen Antipoden-) und der unteren (Eiapparat-) Region, wo später Haustorien gebildet werden. (Nach Billings.)

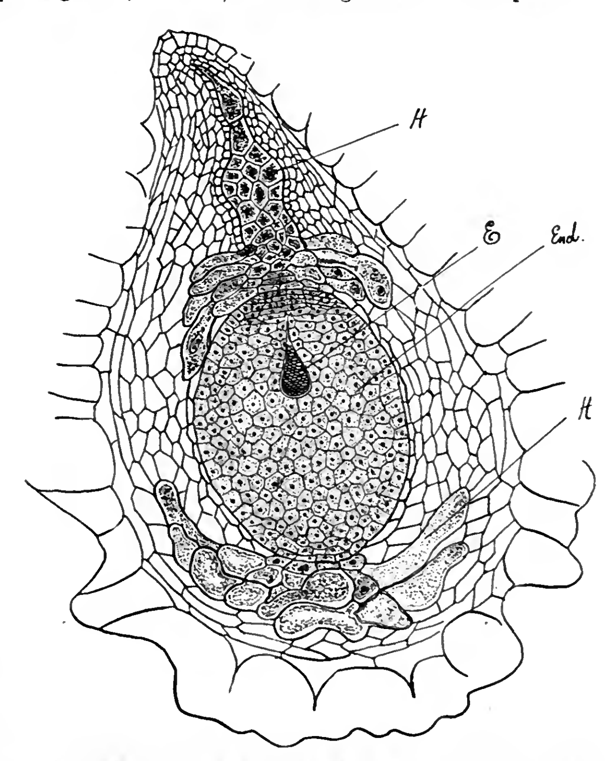


Fig. 1609. Byblis gigantea (West-Austr. 1898). Junger Samen im Längsschnitt. In der Mitte der Embryo (*E*) dem Endosperm (*End.*) eingebettet. An beiden Enden Haustorien (*H*), welche pilzhyphenartige Wucherungen zeigen. (Nach Lang.)

[1]) Vgl. Billings, a. a. O. und die dort angeführten Arbeiten Hegelmaier's u. a.
[2]) Vgl. Balicka Iwanowna, a. a. O., Billings, a. a. O.

in welchem der junge Embryo liegt. Sowohl der gegen die (hier nach oben gerichtete) Mikropyle gekehrte, als der an die „Chalaza" grenzende Teil der Makrospore sind zur Bildung von Haustorien verwendet. Diese sind zwar zum Teil auch mit Zellgewebe gefüllt, stellen aber nur vorübergehend funktionierende Organe dar. Wir sehen, wie diese Haustorien eine mächtige Oberflächenvergrößerung erfahren durch Auswüchse, die wie ein Pilzmycel im Gewebe des dicken Integumentes wuchern[1]). Später werden der obere und untere Teil der Makrospore durch tafelförmige Endospermzellen mit verkorkten Wänden von dem bleibenden Teile des Endosperms abgetrennt.

Noch mächtiger entwickelt sind z. B. die Haustorien bei Globularia (Fig. 1610), wo sie sogar aus der Mikropyle herauswachsen.

Merkwürdig ist auch das Verhalten von Utricularia und Polypompholyx. Hier finden wir die (auch sonst, wenngleich meist weniger ausgesprochen, wahrnehmbare) Erscheinung, daß für die Haustorien schon vor ihrem Auftreten Nährstoffe abgelagert sind, die von ihnen dann später aufgesucht und verzehrt werden. Diese Ablagerungsstellen können wir als Nährgewebe bezeichnen.

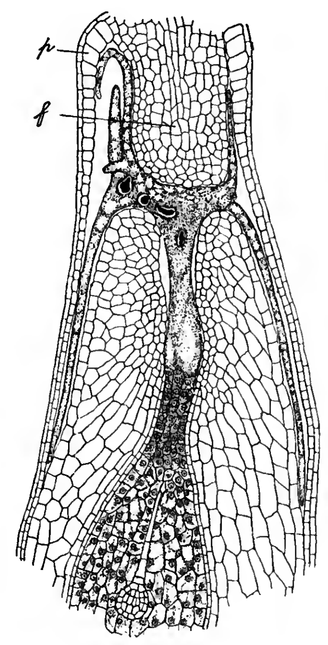


Fig. 1610. Globularia cordifolia, Teil eines Längsschnittes durch einen jungen Samen. Aus der Mikropyle ist ein Haustorium herausgewachsen, das sich in lange Schläuche verzweigt, die sich teils dem Funiculus (*f*), teils der Fruchtknotenwand (*p*) anlegen. (Nach Billings.)

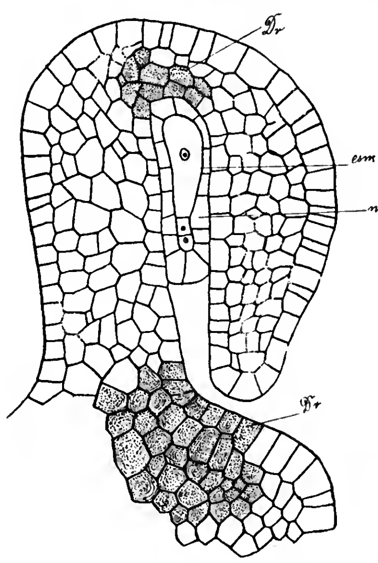


Fig. 1611. Längsschnitt durch eine Samenanlage von Utricularia inflata (500-fach vergr.). Nach Merz. *Dr* Nährgewebe, *n* Nucellus, *esm* Makrosporenmutterzelle.

Es befindet sich bei den genannten Pflanzen an zwei Stellen, einer inneren (resp. oberen) in der Chalazaregion (Fig. 1611, 1612) und einer äußeren.

[1]) Bei Pflanzen finden wir vielfach die Erscheinung des Autoparasitismus, d. h. die Erscheinung, daß ein Organ auf Kosten anderer (derselben Pflanze) lebt, bei der Samen- und Fruchtentwicklung tritt dies besonders auffallend hervor. Diesen Autoparasitismus als irgendwie wesentlich verschieden von dem Alloparasitismus (wobei ein fremder Organismus als Wirt benutzt wird) betrachten zu wollen, scheint mir ganz irrtümlich.

Letztere gehört bei Polypompholyx deutlich dem Funiculus an, bei Utricularia findet sie sich an der Stelle, wo der Funiculus in die Placenta übergeht. Nach dem Verhalten von Polyp. wird man geneigt sein, auch hier das Nährgewebe dem Funiculus zuzurechnen. Die Makrospore treibt an beiden Enden ein Haustorium, das untere wächst aus der Mikropyle heraus (Fig. 1612, 1614) und in das äußere Nährgewebe hinein, das obere verdrängt das obere Nährgewebe. Beide Haustorien werden ähnlich, wie dies bei Byblis erwähnt wurde, später von dem mittleren, Endosperm führenden Teile des Embryosackes abgegrenzt. Im Grunde liegen, wie auch aus der obigen Darstellung hervorgeht, bei den beiden letztgenannten Pflanzen nur besonders spezialisierte Fälle für das allgemeine Verhalten vor, daß in der Samenanlage (oder auch außerhalb) Stoffe aufgespeichert sind, welche von der sich weiterentwickelnden Makrospore aufgezehrt werden.

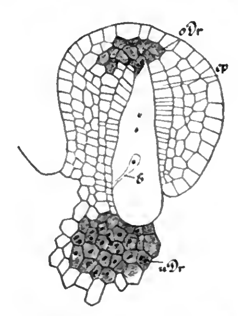


Fig. 1612. Utricularia stellaris, Längsschnitt durch die Samenanlage, *oDr* oberes, *uDr* unteres Nährgewebe für den Embryosack. Letzterer hat den Nucellus ganz verdrängt und ist aus der Mikropyle herausgewachsen, *E* junger Embryo. Nach Merz.

In der Chalazaregion der Samenanlagen vieler Angiospermen tritt eine Zellgruppe hervor, welche Van Tieghem als „Hypostase" bezeichnet hat. Die Zellmembranen zeichnen sich aus durch starke Lichtbrechung, oft gelbliche Färbung und Verholzung. Van Tieghem meint, ihre Bedeutung bestehe darin, daß sie eine Schranke für die heranwachsende Makrospore bilde, und diese verhindere, gegen die Basis der Samenanlage hin vorzudringen. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß diese Deutung sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Diese Zellen, die von der parasitisch lebenden Makrospore nicht verdaut werden können, und die auch — soweit sich aus einigen Beobachtungen schließen läßt — keinen aus-

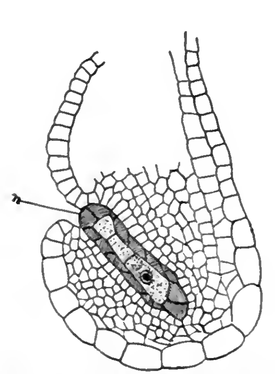


Fig. 1613. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Polypompholyx multifida (nach Lang). Der Nucellus (*n*) besteht nur aus einer axilen Zellreihe (deren unterste Zelle die Makrosporenmutterzelle ist). Die äußere Zellschicht ist schraffiert.

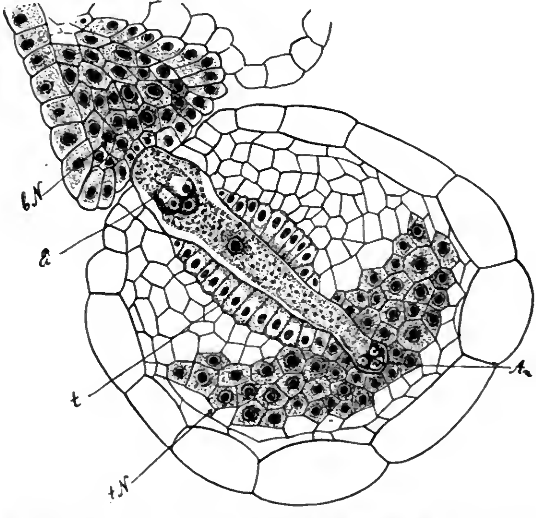


Fig. 1614. Polypompholyx multifida (West-Austr. 1898). Ältere Samenanlage im Längsschnitt. Die Mikropyle (aus welcher die Makrospore schon herausgewachsen ist) schief nach oben gekehrt. *Ei* Eiapparat, *An* Antipoden, *tN* oberes, *bN* unteres Nährgewebe, *t* Epithel. (Nach Lang.)

giebigen Protoplasmainhalt besitzen, stehen vielleicht mit der Wasserökonomie des heranreifenden Samens in Beziehung. Dafür spricht ihre Lage an der Chalaza — oberhalb des dort gewöhnlich endigenden Leitbündels. Dabei wird es sich nicht nur um eine Zufuhr von Wasser (und darin gelösten Stoffen) zum reifenden Samen, sondern namentlich auch um eine Wasserabfuhr aus dem allmählich eintrocknenden handeln. Leider gibt es bis jetzt keine darauf hin gerichtete Untersuchungen. Es harren also noch viele Fragen über die Vorgänge bei der Samenentwicklung der Aufklärung.

§ 14. Bemerkungen über Endosperm und Perisperm.

Die Ausbildung des Endosperms (durch Fächerung der Makrospore oder durch „freie Zellbildung“ in dieser, die teils cytologisch von Interesse, teils, wie zuerst Hofmeister hervorhebt, systematisch von Bedeutung ist) zu schildern, verbieten die Raumverhältnisse. Erwähnt sei nur, daß seine Entwicklung, der des Embryo voranzueilen pflegt (was für die Ernährung des Embryo von Bedeutung sein wird) und daß der Embryo ursprünglich immer vom Endosperm (oder dessen Anfängen) umgeben ist — abgesehen von den seltenen Fällen, in denen die Endospermbildung (wie bei den meisten Orchideen) ganz unterdrückt wird. Wir können das letztere Verhalten als den Endpunkt einer Reihe auffassen, an deren Anfang ein von Endosperm bis zur Keimung umgebener Embryo steht. Dieser verzehrt bei andern Pflanzen das Endosperm schon während der Samenentwicklung, endlich kann dieses bei Samen, die ohnedies (wie die unvollständige Entwicklung des Embryos zeigt, eine Hemmung erfahren) auch ganz unterdrückt werden.

Wo wie bei den Gräsern der Embryo dem Endosperm seitlich anliegt, ist das eine, mit der stark dorsiventralen Ausbildung des Embryo im Zusammenhang stehende nachträgliche Lagerung. Ursprünglich ist auch hier der Embryo rings von Endosperm umgeben, aber der auf der Außenseite des Embryo liegende Teil des Endosperms wird frühzeitig ganz oder zum größten Teil verdrängt. Auf andere Fälle der seitlichen Lagerung des Embryos wird später zurückzukommen sein. Als „Perisperm“ (wie es z. B. bei Piperaceen, vielen „Curvembryoneten“ (Fig. 1580) und Zingiberaceen vorkommt), kann man nur ein außerhalb des Embryosackes befindliches mit Reservestoffen gefülltes Gewebe bezeichnen, nicht beliebige, von der Makrospore nicht verdrängte Nucellarreste, denn es besteht kein Bedürfnis für die letzteren einen besonderen Namen aufzustellen. Meist ist wohl eine Korrelation zwischen Endosperm und Perisperm vorhanden, d. h. wenn letzteres stärker entwickelt ist, tritt ersteres zurück. Bei den Caryophyllaceen erscheint das Endosperm z. B. nur noch als einschichtiger Überzug über dem unter den Kotyledonen liegenden Teil des Embryo und wird von der Keimwurzel bei der Keimung herausgestülpt. Möglich, daß es zur Verdauung des Perisperms mitwirkt.

Übrigens ist, ebenso wie bei den Gymnospermen das Endosperm keineswegs immer nur ein Speicher für Reservestoffe, der sonst keine weiteren Lebenserscheinungen zeigt. Wie bei der Keimung mancher Gymnospermensamen das Endosperm an Volumen zunimmt, und dadurch die Samenschale sprengt, so auch bei der mancher Angiospermen (z. B. Ricinus). Bei Crinum kann es sogar teilweise ergrünen.

Bei Rhizophora — einer lebendiggebärenden Pflanze (vgl. p. 1218) — sprengt das Endosperm schon während der Samenentwicklung im Fruchtknoten die Mikropyle und bahnt so dem aus dem Integument heraustretenden Embryo den Weg, während er bei Bruguiera auch ohne

diese Mitwirkung in den Fruchtknoten hineinwächst. Vielleicht wäre eine Weiterentwicklung des noch nicht fertigen Endosperms auch bei andern Pflanzen künstlich zu erzielen, jedenfalls wissen wir derzeit nicht, wodurch seine eng begrenzte Entwicklungsfähigkeit bedingt ist. Bei Crinum[1]) ist das Endosperm noch dadurch besonders eigentümlich, daß es durch Korkbildung den Mangel einer Samenschale ersetzt. Hier hat das Endosperm also die Fähigkeit, ein Gewebe neu zu bilden, das sonst am Endosperm nie auftritt. Es ist aber wahrscheinlich, daß diese Fähigkeit der Weiterentwicklung latent auch an andern Endospermen vorhanden ist.

§ 15. Einige Probleme der Embryoentwicklung.

Den Embryo der Pteridophyten faßten wir auf als eine junge Pflanze, die in Verbindung mit ihren eigenartigen Lebensverhältnissen teilweise Änderungen in ihrer Ausbildung gegenüber der sonst gültigen erfahren hat. Es sei erinnert an das Auftreten besonderer Haustorialkörper, das Verhältnis von Blattbildung und Sproßvegetationspunkt, das Auftreten der für letzteren charakteristischen Zellanordnung, der Embryoträger usw.

Die Embryonen der Angiospermen stimmen mit denen der Gymnospermen in allen Hauptzügen überein.

Zunächst in der polaren Differenzierung. Sie haben einen „Sproßpol“ und einen „Wurzelpol“.

Was den Sproßpol anbetrifft, so scheinen die Embryonen der Monokotylen insofern eine Ausnahme zu bilden, als der Sproßvegetationspunkt an ihnen seitlich liegt, während der Kotyledon das Ende des Embryo bildet. Aber diese Ausnahme ist als eine sekundär entstandene anzusehen, ebenso wie sonst die Entstehung terminaler Blätter (vgl. p. 125). Wir sehen schon bei Dikotylen, welche wie Trapa natans Einen mächtig und einen kümmerlich entwickelten Embryo besitzen, den ersteren terminal am Ende der Embryoanlage auftreten. Mögen wir nun also den Monokotylenembryo vom dikotylen durch Verwachsung zweier Kotyledonen oder durch Verkümmerung des einen ableiten, jedenfalls werden wir die seitliche Entstehung des Sproßvegetationspunktes am monokotylen Embryo als eine abgeleitete betrachten dürfen. Wir nahmen ja auch eine Verschiebung der Lage des Sproßvegetationspunktes am Embryo der Farne durch die frühzeitige und starke Entwicklung des Haustoriums an.

Einer „Verschiebung“ zuschreiben möchte ich auch die Lage der Wurzel am Embryo.

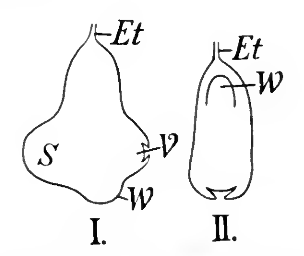


Fig. 1615. Schema für die Organbildung am Embryo von Lycopodium (*I*) und einer Angiosperme (*II*). *Et* Embryoträger, W Wurzel, *V* Sproßvegetationspunkt.

Wenn wir die Embryologie der Samenpflanzen mit der der Pteridophyten vergleichen, so tritt als auffallendste Verschiedenheit die hervor, daß bei jenen die erste Wurzel in die Verlängerung des hypokotylen Gliedes fällt — damit ist die Grundlage für die Allorhizie (p. 1008) gegeben — bei den Pteridophyten dagegen entsteht die erste Wurzel nicht in der Längsachse des Sprosses. An einem Lycopodiaceenembryo z. B. bilden sich zwei Vegetationspunkte (Fig. 1615, *I*): ein apikaler, der zur Sproßspitze (*V*) auswächst und ein seitlicher, der zur Wurzel (*W*) wird[2]).

[1]) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, I, p. 131.

[2]) Es erscheint nicht unmöglich, eine Teilung (Gabelung) der Spitze des Embryo

Bei den Embryonen der Samenpflanzen sind dem gegenüber zwei Änderungen aufgetreten: Die erste Wurzel stellt sich in die Verlängerung des Hypokotyls und sie entsteht endogen (Fig. 1615, *II*). Kommt dazu noch das Auftreten von sekundärem Dickenwachstum, so ist damit die Möglichkeit gegeben, daß die den Sproß fortsetzenden Wurzeln stark heranwachsen und die sproßbürtigen Wurzeln mehr und mehr verschwinden. Es ist klar, daß die Lage der ersten Wurzel in der Verlängerung der Sproßachse ihr einen unmittelbaren Anschluß an deren Stoffleitungsbahnen und somit eine raschere Nahrungszufuhr ermöglicht, als dies bei seitlich an der Sproßachse entstehenden Wurzeln der Fall ist.

Bei den Monokotylen, welche kein sekundäres Dickenwachstum haben, ist die Allorhizie wie früher ausgeführt, beibehalten, wenn auch den frei in die Luft sich erhebenden Sproßachsen in ihren oberen Teilen oft die Fähigkeit der Wurzelbildung verloren geht (z. B. bei Bambusa). Aber eigentlich sind alle diese Stämme, auch die der Palmen, nur orthotrop gewordene Rhizome. Sie haben demgemäß auch die Fähigkeit Adventivwurzeln zu bilden, wie diese ursprünglich besessen, und nur teilweise verloren.

Bei manchen Palmen wie bei Sabal, kann man auch leicht beobachten, daß die Sproßachse in den ersten Lebensjahren als Rhizom wächst und erst später sich als orthotroper Stamm erhebt. Dieser hat z. B. bei Acanthorhiza noch mehrere Meter über dem Boden die Fähigkeit „Adventivwurzeln“ zu bilden, welche sich zu Dornen umbilden.

Für besonders wichtig halte ich die Frage nach dem zeitlichen Auftreten der einzelnen Organe. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß schon in der Zygote die „Gene“ für die einzelnen Organe des Embryos vorhanden sind. Aber sie können in verschiedenem Tempo zur Verwirklichung in der Organbildung gelangen. Wir werden sehen, daß am Embryo bald der Kotyl-Teil bald der hypokotyle zeitlich gefördert sein kann. Und je nachdem die — überall endogen angelegte — Wurzel des letzteren früher oder später auftritt, ergeben sich verschiedene Zellanordnungen. Diesen hat man früher eine Bedeutung zugemessen, welche sie in Wirklichkeit nicht haben: nicht die Zellanordnung bedingt die Organbildung, sondern die Organbildung bedingt die Zellanordnung. Das zeigt sich auch bei dem oben berührten Problem der Bildung des Kotyledons der Monokotylen. Wird dieser früh und massig angelegt, so tritt der Sproßvegetationspunkt zeitlich und örtlich zurück, und gelangt deshalb seitlich zur Anlage, tritt der Kotyledon schwächer und später auf, so kann man den Sproßvegetationspunkt auf ein mehr terminal gelegenes Stück des zunächst noch „indifferenten“ d. h. nicht in einzelne Organanlagen gegliederten Embryos zurückführen (Fig. 1618).

Hier wie bei den Pteridophytenembryonen nehmen wir also an, daß der Embryo eine junge Pflanze darstelle, deren einzelne Organe schon durch die innere Beschaffenheit der Zygote der „Entwicklungsmöglichkeit“ nach gegeben sind, aber bald früher bald später in der Entwicklung des Embryos hervortreten können. Das ist eine Auffassung, die wesentlich verschieden ist von der, die in den Embryonen etwas Besonderes, von den späteren Entwicklungsstufen Abweichendes sehen wollte: im Embryo ein „Thallom“ in den Kotyledonen, „Thallomlappen“. Für uns ist der Embryo dagegen nichts anderes als eine aus Sproß und Wurzel bestehende junge Pflanze, bei der aber im Zusammenhang mit ihren besonderen Verhältnissen

---

in einen Sproß- und einen Wurzelvegetationspunkt anzunehmen, sahen wir doch p. 909, daß bei Lycopodium die Wurzel- und Sproßachsen noch viel mehr miteinander übereinstimmen als bei andern Pflanzen.

zeitliche und örtliche Verschiedenheiten in der Organentwicklung eintreten können.

Bei manchen Embryonen fehlen einzelne der Organanlagen. Wie z. B. die Embryonen von Salvinia stets wurzellos sind, so auch die von Utricularia, sämtlichen Orchideen u. a. Oder es sind paarweise auftretende Organanlagen wie die Kotyledonen in ungleicher Stärke vorhanden, wofür früher Beispiele angeführt wurden.

Was die Ausbildung des Embryos betrifft, so war bis zu HANSTEIN'S Untersuchung über „Die Entwicklung[1]) des Keimes der Monokotylen und Dikotylen“ nur dessen ersten Stadien das Interesse zugewandt. Vor allem war es HOFMEISTER, welcher an einer großen Anzahl von Pflanzen den Befruchtungsvorgang untersuchte, und die Unrichtigkeit der SCHLEIDEN-SCHACHT-schen Befruchtungstheorie, wonach der Embryo von dem in den Embryosack eingedrungenen Pollenschlauche gebildet werden sollte, nachwies. Die späteren Stadien der Embryoentwicklung, die Zellteilungsfolge und ihre Beziehungen zu den Organanlagen wurden dabei höchstens gelegentlich, und dann meist nicht sehr exakt in Betracht gezogen.

Dies geschah durch die erwähnte HANSTEIN'sche Arbeit, die vor allem das Ziel verfolgte, die Theorie vom Vorhandensein dreier gesonderter Meristemschichten im Vegetationspunkte der Samenpflanzen: des Dermatogens, Periblems, Pleroms auch an der Embryoentwicklung zu erweisen, zu prüfen, wann eine Sonderung dieser Meristeme eintrete, und den vollständigen Zellenaufbau zunächst für die dikotylen und monokotylen Embryonen von der Teilung der Embryomutterzelle an Schritt für Schritt bis zur Fertigstellung ihrer Gliederung zu verfolgen (a. a. O. p. 2). Die Untersuchung ergab einen Entwicklungsgang, der für Monokotylen und Dikotylen nicht ganz gleich, innerhalb jeder dieser beiden Abteilungen aber doch im wesentlichen maßgebend erschien.

Es bildet sich aus der befruchteten Eizelle zunächst ein „Vorkeim“ [2]). Eine oder zwei Endzellen sind die Mutterzellen des Embryo, ihnen schließt sich noch eine unter ihnen gelegene Zelle des Vorkeimes an, welche in der HANSTEIN'schen Embryologie eine große Rolle spielt, die Hypophyse. Der Embryo gestaltet sich zu einer Zellkugel, scheidet zunächst ein geschlossenes Hautgewebe ab und differenziert dann in seinem Innern die verschiedenen Meristeme. Im oberen Teil des Embryo entstehen die Kotyledonen und die Stammknospe, im untern (der Mikropyle zugewandten) die Wurzelanlage. „Alles dies wird bei den Dikotylen durch planmäßig aufeinanderfolgende Zellteilungen ausgeführt, welche ohne jeden Umweg, Zug für Zug scharf auf die innere und äußere Ausgestaltung loszielen. Bei den Monokotylen dagegen finden sich die Sonderschichten erst nach und nach aus größeren nicht planmäßig angelegten Zellhaufen durch wiederholte Teilungen zusammen, welche unregelmäßig und allmählich aus indifferenten Richtungen in solche übergehen, die zum Ziele führen“ a. a. O. p. 69).

Es mag bemerkt sein, daß die dieser Äußerung zugrunde liegende Anschauung sich nicht bestätigt hat: auch das im Embryo auftretende Zellgerüste ist stets in bestimmter Beziehung zur äußeren Form, d. h. zum Gesamtwachstum des Embryo und variiert also mit dem letzteren sehr bedeutend, so sehr, daß, wie unten näher darzulegen sein wird, eine bestimmte Regel für den Zellenaufbau des Embryos überhaupt nicht gegeben werden kann. Ehe wir dazu übergehen, sind aber zunächst die beiden, vielerörterten HANSTEIN'schen Typen: Capsella bursa pastoris für die Dikotylen, Alisma Plantago für die

[1]) HANSTEIN, botan. Abhandl., I. Bd., 1871.

[2]) Soll dieser Ausdruck einen bestimmten Sinn haben, so kann er nur für den noch nicht in Embryokörper und Embryoträger gegliederten Embryo gebraucht werden; einige Schriftsteller wenden den Ausdruck auch auf den Embryoträger an.

Monokotylen in ihrer Entwicklung näher darzustellen, da an sie als Vergleichsobjekte die embryologischen Untersuchungen wohl noch länger anknüpfen werden.

Die befruchtete Eizelle von Capsella (Fig. 1616) streckt sich zunächst zu einem ziemlich langen Schlauche, der in seinem oberen, der Mikropyle abgekehrten Ende durch eine Anzahl von Querwänden abgeteilt wird. Aus der Endzelle dieser Zellreihe (des „Vorkeims“) geht der Embryo der Hauptsache nach hervor.

Hanstein unterscheidet drei Stadien der Embryoentwicklung. Im ersten Stadium bildet sich der Embryo zur Kugelform um, ohne äußere Gliederung, während innen die verschiedenen Meristemschichten (Dermatogen, Periblem, Plerom) sich schon voneinander gesondert haben. Im zweiten Stadium gliedert der Embryo sich in Wurzel, Stammteil und Kotyledonen und im dritten wächst er in allen Teilen zur Keimreife heran. —

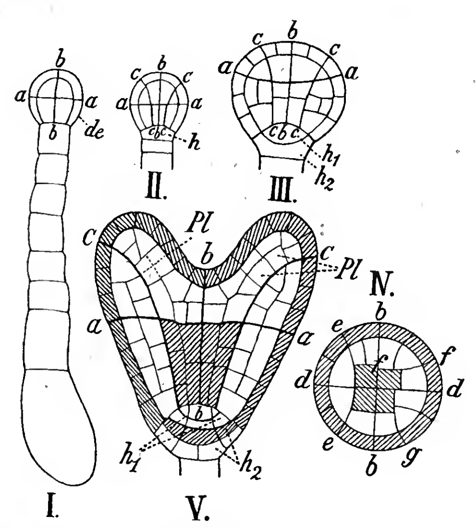


Fig. 1616. Schema für die Embryoentwicklung von Capsella. *a*, *b*, zwei der Oktantenwände, *de* Dermatogen, *c c* erste Antiklinen, h_1, h_2 „Hypophyse“.

Die Annahme der Kugelform seitens der Endzelle des Vorkeims ist mit der bei dieser Umfangsform gewöhnlichen Zellteilung verknüpft, d. h. die Endzelle zerfällt in acht Kugeloktanten. Durch perikline Wände wird schon auf diesem Stadium (Fig. 1616, *II*) die Anlage der Epidermis („Dermatogen“) abgegrenzt, d. h. von Zellen, die sich von jetzt ab nur noch durch Antiklinen teilen, also eine einfache die Embryoanlage umgebende und ihrem Wachstum folgende Zellschicht bilden.

Durch die erste, in der Embryoanlage auftretende Querwand wird sie nach Hanstein, Famintzin u. a. in zwei Teile geschieden, einen „kotylischen“, aus dem die Stammknospe und die Kotyledonen und einen hypokotylischen, aus dem das hypokotyle Glied und die Wurzel hervorgehen. Das mag für die Cruciferenembryonen zutreffen, und damit zusammenhängen, daß bei ihnen der „hypokotylische“ Teil des Embryo in der Entwicklung dem „kotylischen“ voraneilt. Aber bei vielen anderen Embryonen findet eine solche frühzeitige Sonderung nicht statt.

Wie Fig. 1616, *II* zeigt, wird dem Embryokügelchen an seiner Basis eine Zelle *h*, die Hypophyse, angegliedert, aus der, wie die Figuren *II* u. *III* zeigen, die Wurzelspitze hervorgeht.

Es mag hier sofort bemerkt werden, daß die Zellteilungen in der „Hypophyse“ dadurch bedingt sind, daß die Wurzel — entsprechend der Förderung des hypokotylen Teiles des Embryos — verhältnismäßig früh angelegt wird. Wenn die Wurzelanlage erst später sichtbar wird, nachdem der Embryo schon aus einer größeren Anzahl von Zellen besteht, kann man von einer „Hypophyse“ nicht mehr sprechen, die Wurzel differenziert sich dann wie bei den Gymnospermen im Innern eines Gewebekörpers.

Den Zellteilungsfolgen bei Capsella, welche durch das Gesamtwachstum

des Embryos bestimmt sind, kommt also die Bedeutung für die Organbildung, die ihnen eine Zeitlang zugeschrieben wurde, nicht zu.

Dasselbe gilt für die Ausbildung von „Periblem“ und „Plerom“. Zwar läßt sich im Hypokotyl (Fig. 1616, *V*) frühzeitig ein Zentralzylinder (Plerom) von dem zwischen ihm und dem Dermatogen liegenden Periblem unterschieden. Aber das „Plerom“ der Kotyledonen (wenn man ein solches überhaupt annehmen will) ist nicht eine Fortsetzung des im Hypokotyl vorhandenen, sondern entsteht durch nachträgliche Zellteilungen innerhalb der Kotyledonen. Will man also nicht den Blattorganen ein Plerom ganz absprechen, so wird man bei den Kotyledonen zum mindesten Plerom und Periblem von ursprünglich gemeinsamen Initialen ableiten müssen und sagen, daß entsprechend der späteren Ausbildung des Kotyledons auch die Meristemgliederung in diesem später erfolgt als im Hypokotyl.

Die äußeren Veränderungen, welche der Embryo bis zur Anlage der Kotyledonen erfährt, sind einfache. Sein anfangs halbkugelig gewölbter Scheitel flacht sich ab. Später sprossen seitlich von der Mittellinie die beiden Kotyledonen hervor, wodurch der Embryo eine herzförmige Gestalt annimmt. Der Scheitel des Embryos selbst, also der Stammvegetationspunkt tritt, als gesonderter Hügel zwischen den Kotyledonen zunächst nicht hervor, es geschieht dies erst später.

Unterdessen sind aber auch am unteren, dem Embryoträger angrenzenden Ende des Embryos charakteristische Veränderungen vor sich gegangen. Kehren wir zu der durch Fig. 1616, *III* wiedergegebenen Stufe zurück, so grenzt dem Embryo eine mit *b* bezeichnete Zelle an, die in den Aufbau später mit ein tritt. Sie teilt sich durch eine Querwand, die obere der beiden so entstandenen Zellen (*h*, Fig. 1616, *II*) wird von HANSTEIN als Hypophyse bezeichnet.

Sie erscheint als Abschluß des Embryos nach unten hin, dadurch, daß beim weiteren Wachstum die unterste Querwand des Embryo uhrglasförmig gewölbt wird: eine Erscheinung, welche, wie SACHS gezeigt hat, bei zahlreichen kugeligen Organen z. B. den Antheridien der Characeen, vielen Haaren usw. sich findet. Sie beruht darauf, daß der rechtwinkelige Ansatz an die Außenwand des Embryos auch bei der stärkeren Wölbung der ersteren beibehalten wird. Die „Hypophyse“ zerfällt durch eine Antikline in zwei übereinanderliegende Zellen (h u. h_1), die beide zunächst durch Längswände gespalten werden. Die obere der beiden Zellen bildet den „Periblemabschluß“ des Wurzelkörpers, die untere die Anlage der Wurzelhaube, welche sich an das Dermatogen anschließt. Die weiteren Schichten der Wurzelhaube gehen aus der Spaltung der in Fig. 1616, *V* schattierten Zellschicht hervor, so daß die Wurzelhaube hier als eine „Wucherung des Dermatogens“ bezeichnet werden kann. Es bleibt der Vegetationspunkt der Wurzel überzogen von einer Zellschicht, die wie eine Korkkambiumschicht sich wiederholt in zwei Schichten spaltet: eine äußere, Wurzelhaubenschicht und eine innere, dem Wurzelkörper angrenzende, die denselben Vorgang wiederholt.

Vergleichen wir mit diesem für die Embryoentwicklung der Dikotylen gegebenen Beispiel das für die Monokotylen aufzustellende, Alisma Plantago entnommene, so ergeben sich nicht unwichtige Verschiedenheiten. Vor allem in der Organanlage. Der Kotyledon der Monokotylen ist (mit Ausnahme der unten zu erwähnenden Fälle) keine seitliche Bildung am Embryo, sondern wird gebildet durch dessen Endstück, ist also apikal, der Stammvegetationspunkt dagegen wird seitlich angelegt. Die Zellteilungsfolgen sind ebenfalls etwas anders, namentlich findet die Abscheidung des „Dermatogens“ erst später statt. Es beteiligen sich am Aufbau des Embryos, wenn wir von dem dreizelligen Stadium (Fig. 1617, *I*) ausgehen, die Zellen *l* und *r*, aus *l* geht der Kotyledon, aus *r* Teile des Embryos und Embryoträgers hervor, wie eine Vergleichung

der Figuren zeigt. Der in Fig. 1617, *II* abgebildete Embryo besteht aus einer Anzahl von, meist schon durch Längswände geteilter Querscheiben, das Dermatogen wird später gebildet (Fig. 1617, *III*). Die weiteren Teilungen mögen aus den Abbildungen ersehen werden. In Fig. 1617, *III* stellt der Embryo einen eiförmigen Zellkörper dar, dessen oberes Stück *Cot* zum Kotyledon auswächst, während der Sproßvegetationspunkt *v* seitlich in einer Einbuchtung liegt. Das darunter liegende Stück liefert das Hypokotyl und die Wurzel. Während bei Capsella im Embryo die Ausbildung des Hypokotyls gegenüber der des Kotylteiles gefördert war, ist das bei Alisma das Umgekehrte der Fall. Das entspricht dem verschiedenen Verhalten bei der Keimung. Bei den Monokotylen ist es meist der Kotyledon, welcher bei der Keimung zuerst in Tätigkeit tritt und das noch kleine Hypokotyl (mit der Wurzel) aus der Samenschale herausschiebt. Demgemäß ist der Kotyledon stark entwickelt und in seiner Ausbildung auch zeitlich gefördert. Bei Dikotylen, wie Capsella, dagegen ist es das Wachstum des Hypokotyls, welches bei der Keimung zunächst in Tätigkeit tritt, und dieses ist, wie wir sahen, schon am Embryo im Vorsprung gegenüber dem Kotylteil.

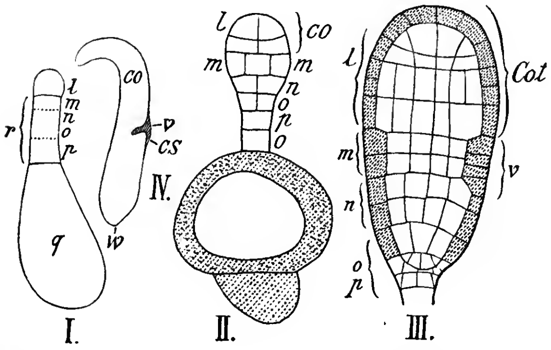


Fig. 1617. Schema für die Embryoentwicklung von Alisma Plantago. *I* junger Embryo, dessen unterer Teil später zum Haustorium anschwillt. Die Zelle *r* wird später in die mit *m n o p* bezeichneten Zellen geteilt. *II* älteres Stadium, *co* der Teil, aus dem der Kotyledon hervorgeht. *III* Embryo, an welchem man seitlich bei *v*. schon den Sproßvegetationspunkt unterscheiden kann. *IV* fertiger Embryo, schwächer vergrößert, *cs* Kotyledonenscheide.

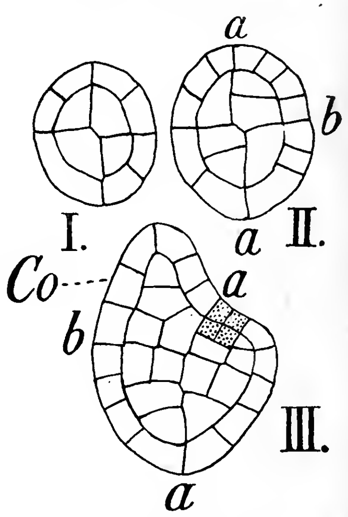


Fig. 1618. Schema für die Embryoentwicklung einer monokotylen Pflanze (etwa Tradescantia) bei der der Sproßvegetationspunkt (in *III* punktiert) aus dem apikalen Teile hervorgeht. *Co* Kotyledon, *a*, *b* die ersten zwei Antiklinen.

Die beiden, sozusagen „klassischen“ Beispiele für Embryoentwicklung, welche soeben kurz angeführt wurden, liefern keineswegs ein allgemein gültiges Schema für die Embryoentwicklung der Dikotylen und Monokotylen. Namentlich ist bemerkenswert, daß es unter den letzteren Formen gibt, bei denen die Stammknospe mit dem Kotyledon aus dem ursprünglich apikalen Teil des Embryos hervorgehen (so z. B. Tradescantia Fig. 1618), was man als eine Annäherung an das Verhalten der Dikotylen auffassen kann [1]). Süssenguth faßt den mit seiner Scheide die Stammknospe umgreifenden Kotyledon der letztgenannten Pflanzen als den beiden Kotyle-

[1]) Vgl. K. Süssenguth, Beitr. zur Frage des system. Anschlusses der Monokotylen. Beih. z. bot. Zentralblatt, Bd. XXXVIII, Abt. II, 1921. Daselbst weitere Literatur.

donen des dikotylen Embryos gleichwertig auf. Indes ist, wie p. 1230 bemerkt, auch eine Ableitung des monokotylen vom dikotylen Embryo dadurch möglich, daß Anisokotyledonie auftritt und der stärker ausgebildete Embryo in die Terminalstellung einrückt, wie dies z. B. bei Trapa natans tatsächlich der Fall zu sein scheint [1]). Bei manchen monokotylen Embryonen (Sparganium, Triticum, Pistia usw.) sind nach HEGELMAIER's Untersuchungen [2]) auch die auf den Kotyledon folgenden Blätter „relativ terminal" d. h. es ist ein gesonderter Sproßvegetationspunkt, an welchem sie seitlich entstehen würden, nicht erkennbar, eine Erscheinung, welche wie wir p. 124 sahen, auch sonst auftritt.

Auch die Wurzelbildung verläuft nicht immer in der geschilderten Weise mittelst der Bildung einer „Hypophyse". Schon deshalb, weil in nicht seltenen Fällen ein Embryoträger und somit eine Hypophyse überhaupt gar nicht vorhanden ist, sondern die Eizelle in ihrer Totalität, wie bei den Farnen zur Embryobildung verwendet wird. So unter den Monokotylen bei Pistia Stratiotes [3]), Listera ovata, Epipactis palustris, Cypripedium spectabile [4]), Tinnantia und Heterachtia [5]), unter den Dikotylen bei Corydalis cava [6]). Die Tatsache, daß eine der oben erwähnten Spezies nahestehende andere Art derselben Gattung (Coryd. ochroleuca) einen Embryoträger besitzt, zeigt, wie wenig konstant der Besitz eines solchen innerhalb ein und derselben Gattung ist.

Daß auch innerhalb einer größeren Familie Schwankungen vorkommen, zeigen z. B. die Leguminosen [7]). Die befruchtete Eizelle teilt sich, wie dies die Regel ist, zunächst durch eine Querwand. Die untere (dem Embryosack angeheftete) der beiden Zellen wird entweder zum Embryoträger oder zur Embryobildung mit verwendet. Letzteres ist der Fall bei den Mimoseen und einigen Hedysareen, die sich also den oben genannten Beispielen anschließen. Auch bei denjenigen, die einen Embryoträger besitzen, ist er sehr verschieden ausgebildet. Bei einigen Gattungen wird er nur aus drei oder vier übereinander stehenden Zellen [7]) gebildet (z. B. Soja, Trifolium). Bei den Vicieen besteht er aus zwei Paaren gekreuzter Zellen, von denen die am Scheitel gelegenen eine beträchtliche Länge erreichen und vielkernig werden [8]). Ononis besitzt als Embryoträger eine Zellreihe von variabler Zahl, also ähnlich wie Capsella, Lupinus und Cicer Zellpaare in größerer oder geringerer Zahl, wobei einige Lupinus-Arten die Eigentümlichkeit zeigen, daß sich die Zellen des Embryoträgers schon frühe voneinander trennen, so daß der Embryo dann frei an einem von der Mikropyle entfernten Ort im Embryosacke liegt [9]). Bei Medicago, Trigonella, Phaseolus u. a. ist der Embryoträger ein vom Embryo entweder scharf

---

[1]) GIBBELLI E FERRERO, ricerche di anatomia e morfologia intorno allo sviluppo dell'ovulo e del seme della Trapa natans, Malpighia V (1891). Die Verf. betrachten aber den Trapa-Embryo als „Thallom", an dem sich eine Knospe entwickelt.

[2]) Bot. Zeitung 1874.

[3]) HEGELMAIER, Bot. Zeitung 1874, p. 631, KUBIN, die Entwicklung von Pistia Stratiotes in HANSTEIN, Bot. Abhandl., 3. Bd.

[4]) TREUB, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées, 1879.

[5]) SOLMS, a. a. O.

[6]) HEGELMAIER, a. a. O. p. 113 ff.

[7]) GUIGNARD, Recherches d'embryogénie vegétale comparée 1e mèm. Légumineuses. Ann. d. scienc. nat. botan. VIe sér. t. 12, 1882.

[8]) Vgl. HEGELMAIER, Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonen-Keimträger. Bot. Zeit. 1880, p. 497 ff.

[9]) STRASBURGER, Bemerkungen über vielkernige Zellen und die Embryogenie von Lupinus, Bot. Zeit. 1880; HEGELMAIER, Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von Lupinus. Ibid, p. 68 ff.

abgesetzter oder in ihn übergehender Zellkörper (Phaseolus), der bei Cercis, Anthyllis, Cytisus u. a. eine ovoide oder abgerundete Form besitzt.

Die Form eines vom Embryo nicht scharf abgesetzten Zellkörpers besitzt der Embryoträger z. B. auch bei Geranium (HEGELMAIER, Vgl. Unters.). Die Differenzierung der Wurzel geht hier also in einem vielzelligen Gewebekomplex, nicht einer ursprünglich einzelligen „Hypophyse" vor sich, und es ist klar, daß dieser Vorgang dabei ein anderes Aussehen bieten wird.

Der Ursprung des Embryos aus zwei (Embryomutterzelle und Hypophyse) oder mehr (meist drei) Zellen ist also für die Dikotyledonen nicht konstant. Die untersuchten Cruciferen [1]) folgen zwar dem Schema von Capsella, allein in andern Familien z. B. den Papaveraceen finden Verschiedenheiten statt. Ebensolche ergaben sich in bezug auf den Zeitpunkt der Abscheidung des Dermatogens und der Zellenanordnung. Diese letztere richtet sich nach dem Gesamtwachstum und dies ist, wie ein Überblick über die untersuchten Fälle zeigt, ein recht verschiedenes, und das auch innerhalb ein und derselben Familie. Wir wissen im Grunde nicht viel mehr, als vor dem Beginn der mühsamen Untersuchungsreihen, nämlich daß in einem Stück des Embryo, welches der Mikropyle zugekehrt ist, die Wurzel auftritt, und die Kotyledonen bei den Dikotylen seitliche Sprossungen des Embryo sind, während bei den Monokotylen der Kotyledon apikal ist (aber nicht immer).

Der Embryoträger kommt nicht nur für die Lagenveränderung des Embryos in Betracht, sondern auch für dessen Ernährung. Man sieht ihn z. B. bei Capsella dicht von Protoplasma mit Endosporenkernen umgeben und die große Basalzelle des Alisma-Embryos ist nichts anderes als ein Haustorium des Embryos, das zur Nahrungsaufnahme aus dem (vielfach zunächst nur als Plasmodium vorhandenen) Endosperm dient. Daß das Endospermplasmodium auch an der Überführung der Baustoffe in die Makrosporen beteiligt ist, ist schon oben angeführt worden. Bei Capsella z. B. findet sich in der Chalazagegend der Samenanlage ein „Nährgewebe" im Nucellus, dem in der Makrospore zu einer bestimmten Zeit eine Anhäufung des Endospermplasmodiums entspricht, welches offenbar das außerhalb der Makrospore befindliche „Nährgewebe" verdaut und zerstört.

Die Bedeutung des Embryoträgers für die Ernährung des heranwachsenden Embryos wird in einigen Familien dadurch noch besonders augenfällig, daß an ihm Haustorialauswüchse auftreten (bei Stellaten, Ribesiaceen, Orchideen). Namentlich haben die Untersuchungen TREUBS an Orchideen merkwürdige Verhältnisse ergeben. Bekannt war schon früher, daß der Embryoträger sich stark verlängert und den Embryosackscheitel durchbrechend in die Mikropyle hineinwächst. TREUB hat diesen Vorgang in seiner oben zitierten Schrift des Näheren verfolgt.

Die einzelnen Gattungen verhalten sich bezüglich der Embryoträgerbildung wesentlich verschieden. Einige besitzen einen Embryoträger überhaupt nicht, so Listera ovata, Epipactis (palustris, latifolia), Cypripedium spectabile. Bei anderen dagegen gewinnt der Embryoträger eine eigenartige Entwicklung. Bei Orchis, z. B. Orchis latifolia, wächst er als gegliederter Zellfaden zur Mikropyle heraus, und in den Fruchtknoten hinein, wo er sich an den Funiculus und die Placenta anlegt, und den Zellen Stoffe entzieht, die er dem Embryo zuführt. Der letztere selbst zeigt frühe eine dicke Cuticula auf seinen Außen-

[1]) Vgl. KNY, Bot. Wandtafeln (Brassica).

[2]) Vgl. HOFMEISTER, Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. PRINGSH. Jahrb. I., p. 121.

zellwänden, welche den Durchtritt gelöster Stoffe erschwert, die Zellen des Embryoträgers dagegen sind nicht oder nur wenig cuticularisiert. Wenn es somit auch nicht ausgeschlossen ist, daß der Embryo namentlich während der ersten Zeit seiner Entwicklung durch seine Oberfläche Stoffe, die aus den umgebenden Samenanlagenzellen stammen (Endosperm wird nicht gebildet), aufnimmt, so wird das Hauptmaterial doch jedenfalls durch den Embryoträger herbeigeschafft. Bei Phajus Wallichii und Goodyera discolor tritt der Embryoträger aus dem Exostom nicht heraus, bei Epidendron ciliare dagegen durchbohrt er seitlich das innere Integument. Besonders eigentümlich gestaltet sich der Embryoträger bei Phalaenopsis grandiflora u. a. Die Zelle, aus der der Embryoträger hervorgeht, teilt sich durch Längswände in mehrere nebeneinanderliegende Zellen. Jede derselben wächst zu einem zweiarmigen Schlauche aus. Der eine, längere Schlaucharm wächst am Embryo hinab, der andere geht ins Exostom. Der Embryo ist infolgedessen von hyphenähnlichen Schläuchen umwickelt. Diese führen ihm Nährmaterialien zu. Im reifen Samen sind die Schläuche, die aus dem Embryoträger hervorgingen, nicht mehr vorhanden. — Noch sonderbarer verhält sich Stanhopea oculata. Man findet hier zunächst einen Zellkörper, der durch Teilung der Eizelle entstanden ist. Von den Zellen wachsen alle bis auf eine, aus der der Embryo hervorgeht, zu langen Schläuchen aus, von denen die einen ins Exostom eintreten, andere sich zwischen die Zellen der Samenknospe eindrängen.

Nicht minder merkwürdig ist das Verhalten der Podostemaceen [1]). Endosperm wird nicht gebildet. In der Samenanlage ist unter der kleinen Makrospore eine durch Resorption von Nucellargewebe mit Flüssigkeit gefüllte Höhle. In diese gelangt der Embryo durch Verlängerung des Embryoträgers während eine große Haustorialzelle mit zahlreichen Fortsätzen in das Gewebe des Funiculus und des äußeren Integumentes eindringt.

Auch der von den Autoren mit unermüdlichem Eifer stets aufs neue gegeschilderte Fall von Tropaeolum [2]) gehört in dieselbe Kategorie. Wenn man sich bei diesen und ähnlichen Fällen zur „Erklärung“ mit der Bezeichnung beruhigen will, das „Bedürfnis wirke als Reiz“, so ist damit nicht viel mehr gewonnen, als eine Umschreibung der Tatsache, daß diese Erscheinung eine uns zweckmäßig erscheinende ist.

§ 16. Unvollständig bleibende Embryonen.

Die Samen der Orchideen sind sehr klein, und dementsprechend auch der Embryo. Er ist bei unseren einheimischen Formen ein eiförmiger Zellkörper, an welchem keine Gliederung in Kotyledon, Stammknospe und Wurzel eingetreten ist, auch die „Meristeme“ nur insofern vorhanden sind, als eine (wie es scheint nicht immer scharf abgegrenzte) Dermatogenlage den Embryo überzieht. Dagegen hat Treub in Sobralia macrantha eine Orchidee aufgefunden, bei welcher die Stammknospe im Embryo wenigstens andeutungsweise vorhanden war, eine Hauptwurzel dagegen findet sich am Embryo nicht. Auch bei der Keimung tritt sie nicht auf, es schwillt der untere Teil des Embryos, da hypokotyles Glied und Wurzel nicht differenziert ist) knollig an und befestigt sich in der Erde durch eine Vielzahl von Würzelhaaren, während aus dem apikalen Teil der Kotyledon hervorgeht (vgl. p. 1216). Es liegt also, wie Verf. schon

---

[1]) Vgl. Magnus, Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora 105 (1913) und die dort angeführte Literatur, namentlich die Untersuchungen von Went.

[2]) Vgl. z. B. Dickson, on the embryogeny of Trop. peregrinum and Tr. tricolorum. Trans. of the royal bot. soc. Edinb. XXVII. Schacht, Über die Entstehung des Keimes von Tropaeolum majus. Bot. Zeit. 1855, p. 641. Hegelmaier, Vergl. Untersuchungen p. 156.

früher [1]) betonte, in den „unvollständigen" Embryonen der Orchideen eine Hemmungsbildung vor, die sich von den anderen Fällen nur dadurch unterscheidet, daß sie bis zur Keimung erhalten bleibt.

Die Orchideen sind, wie wir wohl annehmen dürfen, alle Hemi- oder Holosaprophyten, das letztere nur während ihrer ersten Jugend (so z. B. bei Ophrydeen) oder zeitlebens (Epipogon, Coralliorrhiza). Andere monokotyle Saprophyten wie die Burmanniaceen und Triuridaceen zeigen dieselbe Erscheinung: Kleine Samen (hier aber mit Endosperm) und kleine, wenigzellige Embryonen. Dasselbe gilt für dikotyle Hemi- und Holosaprophyten wie Pirola, Monotropa, Voyria, Leiphaimos. Die Parasiten verhalten sich weniger einheitlich.

Es ist eine Unvollständigkeit in der Ausbildung des Embryos mit dem Parasitismus nicht notwendig verbunden, denn die parasitisch lebende aber chlorophyllreiche Mistel entwickelt einen großen und wohl ausgebildeten Embryo, dasselbe gilt für Lathraea. — Auch bei der schmarotzenden Cuscuta ist der Embryo noch ziemlich groß und lang, allein die Hauptwurzel ist unvollständig ausgebildet. Es fehlt gewissermaßen ein Stück der Wurzelspitze samt der Wurzelhaube, die Wurzel erscheint nach unten hin nicht abgeschlossen. Sie kann auch so zur Befestigung und Wasseraufnahme dienen, da sie bei der Keimung nur kurze Zeit in Funktion ist, so lange nämlich, bis es der Keimpflanze gelungen ist, eine Pflanze zu erreichen, auf welcher sie mittelst ihrer Saugorgane (Haustorien) sich befestigt. Dann stirbt die Wurzel und der ganze untere Teil der Keimpflanze ab und diese lebt auf ihrem Wirte, ohne mit dem Boden in Berührung zu stehen.

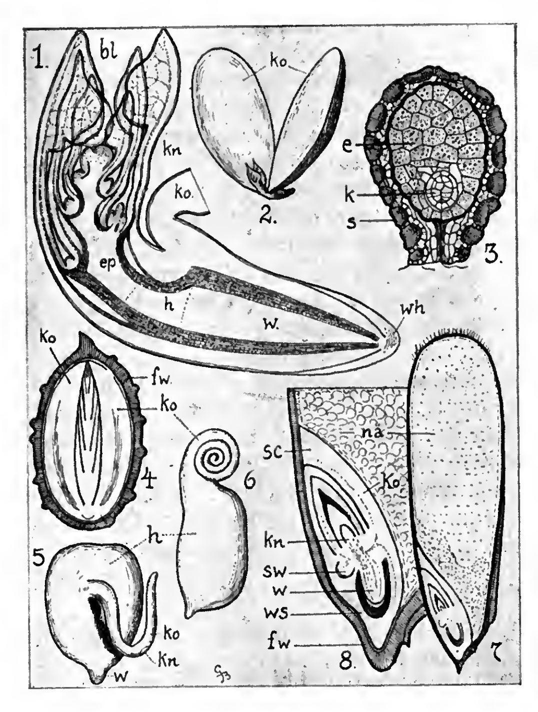


Fig. 1619. Embryonen verschiedener reifer Samen (nach G. Beck). *1* und *2* Papilionaceen-Embryonen (*1* im Längsschnitt stärker vergr. als *2*), *3* Längsschnitt eines Orobanche-Samens, der Embryo *K* ungegliedert, *4* Längsschnitt eines Samens von Ceratophyllum. Embryo mit weit entwickelter Stammknospe, Wurzel verkümmert, *7* u. *8* Längsschnitte durch Grasfrüchte.

Noch weniger ausgebildet ist der Embryo von Orobanche (Fig. 1619, *3*). Der Embryo wird ganz wie ein gewöhnlicher dikotyler Keimling angelegt, bleibt aber auf einer frühen Stufe stehen und liegt im reifen Samen nur als ungegliederter Zellkörper. Ähnlich bei anderen Parasiten, z. B. Balanophoren und Rafflesiaceen.

Es besteht zweifelsohne eine Beziehung zwischen Saprophytismus bzw.

[1]) Vgl. Entwicklungsgeschichte (1883) p. 174.

Parasitismus und Embryohemmung bei manchen Pflanzen. Die kausalen Beziehungen werden wohl dieselben sein, wie wir sie auch für die Hemmung bzw. Reduktion von Wurzeln und anderen Organen (p. 1313) annahmen. Diese Hemmung kann aber ausgenützt werden, da sie ermöglicht, zahlreiche kleine Samen zu bilden, was die Wahrscheinlichkeit, daß sie an für ihre Keimung geeignete Standorte gelangen, erhöht.

Als Gegenstücke gegenüber diesen gehemmten Embryonen sei auf die mit zahlreichen Blattanlagen versehenen der Gräser (Fig. 1619, *8*) Leguminosen (Fig. 1619, *1*, *2*) und von Ceratophyllum (Fig. 1619, *4*) hingewiesen. Solche Embryonen sind bei der Keimung zu rascher Weiterentwicklung um so mehr geeignet, als sie auch mit Reservestoffen reichlich ausgestattet zu sein pflegen.

§ 17. Lage des Embryos im Samen.

Ein junger Embryo von Capsella oder Alisma ist zunächst gerade. Später nimmt er eine gekrümmte Gestalt an. Bei den Cruciferen kann die Lage des Hypokotyls zu den Kotyledonen eine verschiedene sein: es kann, wie die Querschnitte Fig. 1589, *11* u. *12* zeigen, entweder so abgebogen sein, daß es vor der Spalte zwischen den beiden Kotyledonen liegt (*11*), oder vor der Fläche des einen Kotyledon (*12*). Es fragt sich zunächst, ob das nur durch die Raumverhältnisse innerhalb der Makrospore oder durch andere Ursachen bestimmt ist. Darauf wurde schon bei Besprechung des fertigen Samens hingewiesen. Da es sich um ein wichtiges Problem der Organographie handelt, sei dazu noch folgendes bemerkt.

Aus dem ganzen Komplex von Fragen seien zunächst nur die hervorgehoben, die sich 1. auf die **Lage des Embryos** im Endosperm und darauf beziehen, ob er gerade oder gekrümmt im Samen liegt. Man könnte zunächst glauben, daß gekrümmte Embryonen sich nur in kampylotropen und amphitropen Samenanlagen (Fig. 1574, *VIII* u. *IX*) finden. In diesen ist die Krümmung des Embryos ja zweifellos durch die der Makrospore — direkt oder indirekt — bedingt. Aber gekrümmte Embryonen finden sich auch in Samen, die aus atropen Samenanlagen, in welchen eine ungekrümmte Makrospore liegt, hervorgegangen sind. In dem daraus entstehenden Samen sollte man einen geraden, mitten im Endosperm (falls ein solches vorhanden ist) liegenden Embryo erwarten.

Statt dessen zeigt ein reifer Samen z. B. von Polygonum aviculare, daß der Embryo außen am Endosperm liegt und gekrümmt ist. Er sieht fast so aus wie der dem Perisperm anliegende, einer zu den Curvembryonaten gehörigen Pflanze. Das ist um so eigentümlicher, als tatsächlich wie in Fig. 1620, *I* dargestellt ist, der Embryo ursprünglich in der Mittellinie der Samenanlage und des Endosperms lag — Krümmung und exzentrische Lage erhält er also erst später. Man könnte auch hier versuchen, beides für rein mechanisch bedingt zu halten — zumal wahrscheinlich junge, den Samen entnommene künstlich ernährte Embryonen gerade bleiben werden, wie das bei den bis jetzt untersuchten Cruciferen der

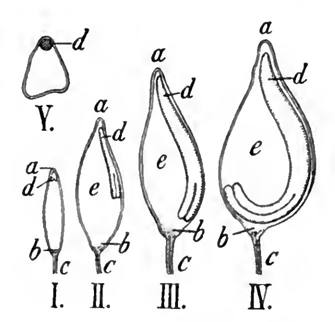


Fig 1620. Polygonum aviculare *I—IV* (nach MEYEN). Längsschnitte durch Früchte verschiedener Entwicklung, *a* Spitze, *b* Basis des Samens, *d* Embryo, *e* Endosperm, welchem der Embryo später seitlich anliegt. *V* Querschnitt durch eine Frucht.

Fall war (p. 1239). Es wurde auch für diese darauf hingewiesen, daß zwar die Krümmung der Embryonen zweifellos durch die der Makrosporen bedingt sei, daß aber diese Bedingtheit keine rein mechanische zu sein brauche. Es kann auch durch andere Einflüsse der Embryo dorsiventral werden und in Verbindung damit seine Lage im Endosperm ändern. So liegt, wie erwähnt, z. B. auch der Gras-Embryo ursprünglich allseitig von Endosperm umgeben, später verdrängt er dieses auf der dem Scutellum gegenüberliegenden Seite und der ausgeprägt dorsiventrale Embryo liegt dann nur mit dem Scutellum dem Endosperm an (Fig. 1619, *7*, *8*). Wie es hier offenbar keine rein mechanischen Verhältnisse sind, welche dem Embryo seine starke Dorsiventralität und damit seine seitliche Lage aufprägen, so kann auch die zur Krümmung führende Dorsiventralität anders als durch eine Zwangslage bedingt sein. Dasselbe gilt auch für die exzentrische Lage des Polygonum-Embryos. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen mir derzeit nicht vor und die alten Abbildungen von Meyen (Fig. 1620, *I—IV*) reichen zur Klärung der Frage nicht aus. Sie soll weiterhin verfolgt werden. Einstweilen sei folgendes angeführt.

Die Samenanlage ist wie die in Fig. 1582 abgebildete, atrop. Der Querschnitt der jungen Frucht aber gleicht bald, nicht einem gleichseitigen, sondern einem gleichschenkeligen Dreieck (Fig. 1620, *V*), dessen eine Seite bedeutend kürzer ist, als die beiden (unter sich nicht vollständig gleichen) anderen. Der kleineren Seite gegenüber befindet sich eine Kante, welche, namentlich in ihrem unteren Teile, stärker gekrümmt ist, als die beiden anderen. Längs dieser Kante wuchs (nach Untersuchung von reifen Samen) der Embryo herunter; er erhält dabei eine gekrümmte Gestalt.

Bei Polygonum lapathifolium (Fig. 1589, *6*, *7*)[1]) ist die Minuskante der Frucht ganz verschwunden. Diese ist deutlich dorsiventral geworden — der Embryo liegt exzentrisch. Die Frucht ist abgeflacht.

Die Entwicklung des Embryo steht also offenbar im Zusammenhang mit der Geamtsymmetrie des Samens und der Frucht. In Wirklichkeit ist die atrope Samenanlage während der Fruchtreife nicht mehr, wie wir oben für die typischen atropen Samenanlagen annahmen, radiär, sondern sie wird anscheinend dorsiventral bzw. asymmetrisch. Damit (und das scheint mir für die ganze Frage von prinzipieller Bedeutung), hängt auch Lage und Ausbildung des Embryos zusammen, wenn wir auch derzeit nicht angeben können, wie sich der Zusammenhang im einzelnen gestaltet.

Wenn wir sehen, daß z. B. bei Polygonum Fagopyrum[2]), bei welchem der Embryo gerade ist und mitten im Endosperm liegt (die Kotyledomen sind wellig gefaltet), die Frucht und was hier damit zusammenfällt, der Samen anders ausgebildet sind (alle drei Kanten annähernd gleich) als bei P. aviculare, wo sie dorsiventral bzw. asymmetrisch wird, so haben wir den ersten Anhaltspunkt für die Fragestellung nach dem Zustandekommen der seitlichen Lage und der dorsiventralen Ausbildung des Embryos gewonnen. Weitere Aufschlüsse sind dann nicht nur von vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, sondern namentlich auch von der Kultur von Embryonen außerhalb der Samen auf künstlichen Nährsubstanzen zu erwarten. Aber jedenfalls können wir schon jetzt annehmen, daß die Dorsiventralität der Embryonen, wie sie u. a. in

---

[1]) Diese Abbildung (von Beck) ist — wenn die Samenanlage, wie wohl anzunehmen ist, atrop ist — um 180° zu drehen, da das Wurzelende natürlich dann nach oben sehen muß.

[2]) Abbildung bei Goebel, Grundzüge der Systematik, Fig. 325 p. 449.

der Keimung sich ausspricht, zusammenhängt mit der Dorsiventralität der Samenanlagen, sei diese nun wie bei den kampylotropen und amphitropen eine schon vor der Befruchtung vorhandene (bzw. sichtbare) oder eine wie in dem angeführten Beispiel erst im Verlauf der Fruchtentwicklung hervortretende.

Diese Auffassung setzt voraus (was durch Einzeluntersuchungen näher zu prüfen ist), daß die Beziehungen der Embryoausbildung zur Gesamtsymmetrie des heranreifenden Samens gesetzmäßige sind. Sie räumt rein mechanischen Einflüssen nur eine untergeordnete Bedeutung ein und steht damit im Widerspruch zu den Auffassungen, wie sie zuerst von HOFMEISTER, später auch von LUBBOCK vertreten wurden. HOFMEISTER's Auffassung wird unten kurz anzuführen sein. Daß ein so verwickeltes Problem nicht auf den ersten Versuch hin gelöst werden konnte, kann nicht wundernehmen — es ist schon ein Verdienst ein Problem überhaupt als solches zu erkennen.

Es sei nur noch daran erinnert, daß es natürlich auch für das Verständnis der Entfaltungsbewegungen bei der Keimung von Bedeutung ist, zu wissen, ob der Embryo schon im Samen dorsiventral induziert ist oder nicht, davon hängt, wie im „Ergänzungsbande" ausgeführt ist, auch das Verständnis von „Epinastie" und „Hyponastie" ab.

HOFMEISTER[1]) war der erste, welcher die Frage nach der Abhängigkeit der Gestaltung des Embryos von inneren und äußeren Faktoren aufwarf: „die Stellung der Kotyledonen der Embryonen phanerogamer Pflanzen zeigt sich in erster Linie abhängig von der Form des Querschnitts des Embryosackes in derjenigen Region, innerhalb deren die embryonale Achse ihr erstes Blatt oder ihr erstes Blattpaar bildet. Die Medianebenen dieser ersten Blätter fallen zusammen mit einer durch den größten Querdurchmesser dieser Stelle und durch die Längsachse des Embryosackes gelegten Ebene" . . . Auch Beziehungen zur Lotlinie sollten stattfinden (z. B. bei Gräsern). Nach späteren Untersuchungen[2]) liegen aber die Verhältnisse weniger einfach, als HOFMEISTER annahm. Eine Orientierung der Embryonen zur Richtung der Schwerkraft findet nicht statt. Nach HEGELMAIER würde vielfach eine zunächst unregelmäßige Orientierung des Embryo erfolgen, die dann aber (teilweise durch Drehungen) in die für die betreffenden Samen typische übergeht. Er kommt zu dem Ergebnis, „daß die Entwicklungswege, welche von den einzelnen Bestandteilen der Samen eingeschlagen werden, von vornherein in zweckmäßiger Weise zusammengestimmt sind, und daß diese Teile sich einander in der Art ihrer speziellen Ausbildungs- und Wachstumsweise gegenseitig anpassen, wobei dann unmittelbare mechanische Einwirkungen dieser Teile aufeinander nicht immer als maßgebende in Anspruch zu nehmen sind". Aber die Frage ist eben die, wie die gegenseitige Anpassung zustande kommt und in welcher Weise die einzelnen Wachstumsvorgänge miteinander zusammenhängen. Dafür ist wie oben kurz ausgeführt wurde, die Gesamtsymmetrie des reifenden Samens von ausschlaggebender Bedeutung. Weiteren Forschungen wird es vielleicht auch gelingen festzustellen, wodurch es bedingt ist, daß in den Samen das Wachstum des Embryos vielfach schon ehe er das Endosperm verzehrt hat, aufhört und ob die Gestaltung seiner einzelnen Teile eine (innerhalb gewisser Grenzen) festbestimmte oder von Außenfaktoren beeinflußbar ist.

---

[1]) HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, p. 620.
[2]) HEGELMAIER, Über Orientierung des Keimes im Angiospermensamen. Bot. Zeit. 53 (1895).

2. Förderung des Kotylteiles oder des Hypokotyls. Darauf wurde schon p. 1772 hingewiesen und gezeigt, wie diese Verschiedenheiten mit solchen bei der Keimung in Beziehung stehen. Hier sei nur noch erwähnt, daß eine Förderung des Kotylteiles des Embryos auch in den Fällen vorliegt, in denen in den Kotyledonen Reservestoffe abgelagert werden. Diese ermöglichen dann dem ursprünglich kleinen Hypokotyl eine rasche Weiterentwicklung bei der Keimung.

Anmerkung zu p. 1604.

Die dort gegebene Darstellung berücksichtigt nur die Fälle, in denen die Mikrosporangien dadurch in Querstellung zum Filament kommen, daß die Anthere selbst sich wie die Blattspreite eines schildförmigen Blattes quer zum Filament entwickelt, wobei sie wie Fig. 1490, *I* zeigt, in der Jugend einseitig abgebogen sein kann.

Es gibt indes auch andere Fälle von Querstellung der Mikrosporangien. Eine der merkwürdigsten ist der von Passiflora [1]), wo die ganze anfangs normal zum Filament gestellte Anthere sich zuerst um 180° nach außen umbiegt und dann eine Drehung um 90° ausführt, so daß unter ihr durchkriechende Insekten den Pollen mit dem Rücken abstreifen. Das ist also eine Entfaltungsdrehung, die anderen Lagenveränderungen treten schon vor der Entfaltung ein.

Bei Stylidium findet durch eigenartige Wachstumserscheinungen des Gewebes unterhalb der Anthere tatsächlich eine „Aufspreizung" der beiden Antherenhälften um 90° statt. Das ist aber ein anderer Vorgang als der bei den schildförmigen Antheren p. 1604 geschilderte. In Zeile 14 von oben muß es dort heißen: „Im ersten Falle wäre eine Aufwärtsbewegung jeder Antherenhälfte um 90° eingetreten, im zweiten eine Drehung der ganzen Anthere um 90°".

---

[1]) W. Troll, Über Staubblatt- und Griffelbewegungen ... Flora 115 (1922), p. 229.

Namen- und Sachregister zu Band 3.

(Ein * an der Zahl bedeutet Abbildung. Es ist außerdem das Namen- und Sachregister zum 1. Teil zu vergleichen.)

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Der Preis für die angezeigten Bücher ergibt sich durch Vervielfältigung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gz) mit der vom Börsenverein der Deutschen Buchhändler jeweils festgesetzten Schlüsselzahl. Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes.

Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Zweite, umgearbeitete Auflage. Drei Teile.

I. Teil: **Allgemeine Organographie.** X, 514 S. gr. 8⁰ 1913 *z. Zt. vergriffen*

II. Teil: **Spezielle Organographie:** Archegoniaten. Zwei Hefte. (Bryophyten Pteridophyten.) Mit 731 Abbildungen im Text. XII u. XVII, S. 512 bis 1208. 1915 und 1918 Gz 16.75

III. Teil: **Spezielle Organographie der Samenpflanzen.**

1. Heft: Vegetationsorgane. Mit 220 Abbild. im Text. 284 S. gr. 8⁰ (S. 1209—1492 des ganzen Werkes) 1922 Gz 9.—

2. Heft: Die Blütenbildung der Samenpflanzen. Mit 140 Abbild. i. Text. 200 S. gr. 8⁰ (S. 1493—1692 des ganzen Werkes) 1923 Gz 5.—

3. Heft: Die Sporangien der Angiospermen. Mit 71 Abbild. im Text. 95 S. gr. 8⁰ (S. 1593—1789 [Schluß] des ganzen Werkes) 1923

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, 1916, Nr. 24: Von Goebels Buch gilt im eigentlichen Sinne, daß es in keiner botanischen Bibliothek fehlen solle, wie es ja tatsächlich kaum in einer fehlt. Es gibt trotz des bewußten Verzichtes auf jede Zusammentragung, der alles und jedes zu sammeln das höchste Ziel ist, wegen des Reichtums der eigenen Beobachtungen und Erfahrungen die wichtigste Quelle, die uns in der pflanzlichen Morphologie fließt. Man findet nicht viele Bücher von dem Umfange des Goebelschen, die so eng mit dem Autor verwachsen sind, ein so starkes persönliches Gepräge tragen. Mit der Sicherheit eines Herrschers, der seinen Titel aus einer umfassenden, ins einzelne wie ins allgemeine dringenden Forschertätigkeit herleitet, wird das Gesamtgebiet der Pflanzengestalten geschildert, die Organographie, wie Goebel diesen Zweig der Pflanzenkunde nennt. Miehe.

Die Entfaltungsbewegung der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur „Organographie der Pflanzen. Mit 239 Abbildungen im Text. Herausgegeben mit Unterstützung der Alb.-Samson-Stiftung bei der Bayer. Akademie der Wissenschaften. VII, 483 S. gr. 8⁰ 1920 *z. Zt. vergriffen.*

Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. (Botanische Abhandlungen. Herausgegeben von K. Goebel. Heft 1.) Herausgegeben mit Unterstützung der bayr. Akademie der Wissenschaften.) Mit 25 Abbild. im Text. 78 S. gr. 8⁰ 1922 2.—

Die Untersuchungen gehen von der Frage aus, ob sich in der Anorduung der „Blattnerven" und der Spaltöffnungen Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen; sie sind gleichzeitig eine wesentliche Ergänzung zu den Ausführungen des Verf. über den gleichen Gegenstand in seiner „Organographie". Die „botanischen Abhandlungen" bringen in zwangloser Folge Arbeiten aus dem Gebiete der allgemeinen Botanik, die durch ihren Umfang für Zeitschriften zu groß sind (5—10 Bogen).

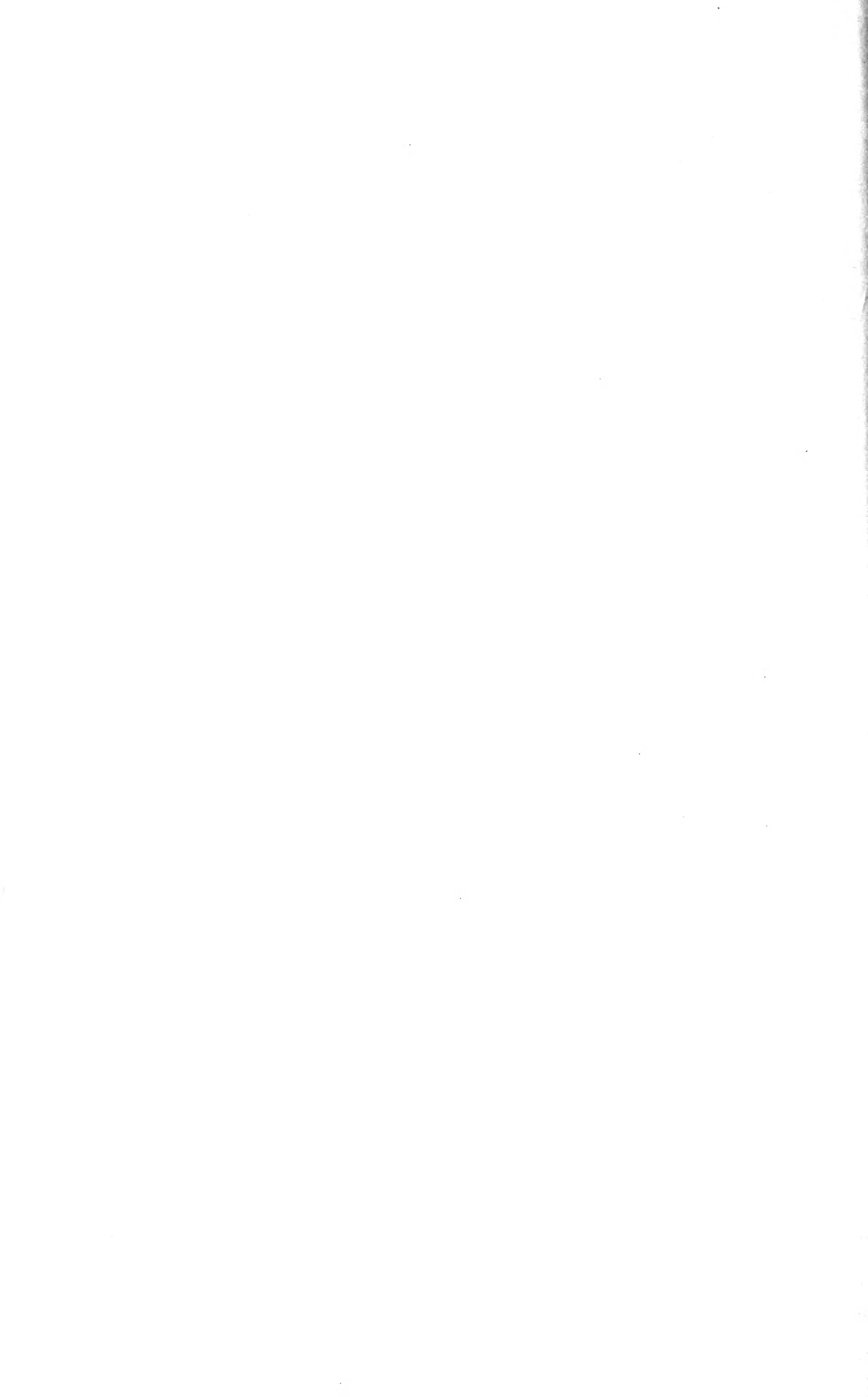
Kostenlos wird versandt:

Verzeichnis neuerer botanischer Literatur

(zugleich Nachtrag zu dem 1920 herausgegebenen größeren Verlagsverzeichnis „Botanik"
16 S. gr. 8⁰ Herbst 1922 — Man verlange Verzeichnis Nr. 43

527 43 716





PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

BioMed

